

SÉRIE A. N° 804

N° D'ORDRE

1597

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{me} A. HUFNAGEL

LICENCIÉE ÈS SCIENCES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA MÉTAMORPHOSE
D'UN LÉPIDOPTÈRE (HYPONOMEUTA PADELLA L).

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 Juin 1918 devant la Commission d'examen.

MM. HAUG

Président.

MATRUCHOT }

Examineurs.

PEREZ }

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1918

SÉRIE A. N° 804

N° D'ORDRE

1597

THÈSES

PRÉSENTÉES

À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M^{me} A. HUFNAGEL

LICENCIÉE ÈS SCIENCES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA MÉTAMORPHOSE
D'UN LÉPIDOPTÈRE (HYPONOMEUTA PADELLA L.).

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 Juin 1918 devant la Commission d'examen.



MM. HAUG

Président.

MATRUCHOT }

Examineurs.

PEREZ }

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1918

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	P. APPELL, <i>Professeur</i> Mécanique analytique et Mécanique céleste.
<i>Doyen honoraire</i>	G. DARBOUX — Géométrie supérieure.
<i>Professeurs honoraires</i>	CH. WOLF. J. RIBAN.
	LIPPMANN Physique.
	BOUTY Physique.
	BOUSSINESQ Physique mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER ... Botanique.
	DASTRE Physiologie.
	KENIGS Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN Géographie physique.
	GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER Chimie organique.
	JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET Physique.
	WALLERANT Minéralogie.
	ANDOYER Astronomie.
	PAINLEVÉ Mécanique rationnelle.
	HAUG Géologie.
<i>Professeurs</i>	HOUSSAY Zoologie.
	H. LE CHATELIER ... Chimie.
	Gabriel BERTRAND. . Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE Physique générale.
	CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
	G. URBAIN Chimie.
	Émile BOREL Théorie des fonctions.
	MARCHIS Aviation.
	Jean PERRIN Chimie physique.
	G. PRUVOT Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT Botanique.
	ABRAHAM Physique.
	CARTAN Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD Mathématiques générales.
	MOLLIARD Physiologie végétale.
	N... Application de l'analyse à la géométrie.
	N... Histologie.
	PUISEUX Mécanique et astronomie.
	LEDUC Physique.
	MICHEL Minéralogie.
	HÉROUARD Zoologie.
	Léon BERTRAND Géologie.
<i>Professeurs adjoints</i>	Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON Physique.
	LESPIEAU Chimie.
	GENTIL Pétrographie.
	SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ Zoologie (Evolution des êtres organisés).
<i>Secrétaire</i>	D. TOMBECK.

A LA MÉMOIRE

DE MON PÈRE ET DE MA MÈRE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547105_0012

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR LA

MÉTAMORPHOSE D'UN LÉPIDOPTÈRE

(*Hyponomeuta padella* L.)

PAR

M^{me} A. HUFNAGEL

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
I. INTRODUCTION	49
Anatomie sommaire de la larve (p. 50); Grands traits de la métamorphose (p. 52); Matériel et technique (p. 53).	
II. ÉLÉMENTS SANGUINS	54
III. TISSU ADIPEUX	58
1. <i>Tissu adipeux chez la larve</i> (p. 59). — Prolifération des cellules au moment des mues (p. 61) Homologie originelle du tissu adipeux et du tissu sanguin (p. 62).	
2. <i>Métamorphose du tissu adipeux</i> (p. 66). — Réserves albuminoïdes (p. 67); Corps gras chez l'imago (p. 70); Corps gras entourant le testicule (p. 71); Expulsion des produits de dégénérescence et rôle phagocytaire des cellules grasses (p. 71); Ressemblance entre les cellules adipeuses et les éléments sanguins (p. 75); Phagocytose probable de quelques cellules grasses (p. 76). Résumé (p. 77).	
IV. ÉNOCYTES	77
Énocytes larvaires (p. 79); Énocytes imaginaires (p. 81).	
V. HYPODERME	85
Hypoderme proprement dit (p. 85); Cellules de poils (p. 90); Cellules formatrices d'écailles (p. 92); Glandes des mues (p. 95).	
VI. GLANDE VENTRALE	97
VII. GLANDE MANDIBULAIRE	100
VIII. APPAREIL SÉRICIGÈNE	102
Glande productrice (p. 105); Canaux évacuateurs (p. 109).	
IX. TUBES DE MALPIGHI	112
Portion contournée des tubes de Malpighi (p. 115); Portion libre des tubes de Malpighi (p. 117).	
X. ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN	121
XI. ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR	134
XII. ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR	145
XIII. ORGANE PÉRIÉSOPHAGIEN	159
XIV. MUSCLES	162
1° <i>Muscles de néoformation</i>	
2° <i>Muscles disparaissant pendant la métamorphose</i>	
	167 168

3° *Muscles remaniés* (p. 172) : a) Muscles abdominaux profonds (p. 174) ; b) Muscles abdominaux périphériques (p. 176) ; c) Muscles thoraciques à évolution tardive (p. 179) ; d) Muscles thoraciques à évolution précoce (muscles du vol, etc.) (p. 183).

Résumé (p. 189).

Insertions musculaires (p. 190).

XV. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	191
Index bibliographique	195
Explications des planches.....	200

Ce travail a été fait au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés de la Faculté des Sciences de Paris. Je remercie vivement M. le Professeur Caullery, directeur de ce laboratoire, pour son très bienveillant accueil et ses encouragements.

Je dois une reconnaissance toute particulière à M. le Professeur Ch. Pérez. C'est lui qui m'a orienté vers l'étude de la métamorphose et il ne m'a ménagé ni son temps, ni ses conseils précieux.

J'adresse mes remerciements sincères à M. Rabaud, Chargé d Cours à la Faculté des Sciences, pour l'intérêt qu'il m'a porté pendant la durée de mon travail.

M. E. Bordage m'a obligé en m'aidant dans mes recherches bibliographiques.

Mon excellente amie, Mlle Marguerite Bernard, s'est chargée de la tâche ingrate de revoir le français de mon mémoire. Je lui en garderai un souvenir bien amical.

M. Keilin, mon camarade de laboratoire, m'a rendu souvent des services dont je le remercie bien cordialement.

M. le Professeur Pruvot et M. le Docteur Racovitza m'ont grandement obligé en publiant mon travail dans les *Archives de Zoologie Expérimentale*. Je les prie d'accepter l'expression de ma vive gratitude.

Ce travail a été terminé au mois de Mars 1914, et son impression fut aussitôt commencée. J'avais les premières épreuves lorsque la guerre éclata. Les événements différèrent jusqu'ici l'achèvement de sa publication. Maintenant ce travail paraît avec certaines modifications ; quelques documents de second ordre me manquent que je n'ai pu parvenir à reconstituer. Les planches de dessins qui y sont insérées ont dû être refaites d'après les épreuves lithographiques. Malgré ces lacunes et ces modifications de détail, je n'ai pas cru devoir attendre plus longtemps pour mettre à jour les résultats essentiels de mes recherches sur la métamorphose de *Hyponomeuta padella*.

INTRODUCTION

Il n'a point été fait jusqu'ici de travail d'ensemble sur la métamorphose des Lépidoptères.

Les travaux existants ne se rapportent qu'à des sujets particuliers. Je citerai ici les ouvrages de VERNON (1905) et de DEEGENER (1908) sur les transformations de l'appareil digestif, celui de K. SAMSON (1908) sur la métamorphose des tubes de Malpighi, ceux de BERLESE (1899-1901), de POSPIELOW (1911) sur la métamorphose du tissu adipeux, ceux de KOROTNEFF (1892), BERLESE, POSPIELOW sur les muscles, etc.

Même sur ces points particuliers, il n'y a pas accord entre les auteurs. Ainsi, par exemple, KOROTNEFF, BERLESE et POSPIELOW interprètent chacun d'une façon différente les phénomènes qui se passent dans les muscles ; et le fait qu'ils ont étudié des espèces différentes ne paraît pas suffisant à expliquer leurs opinions contradictoires.

Il y avait donc intérêt à reprendre l'examen de cette question, à voir si, comme on l'a prétendu, la phagocytose ne joue pas un rôle dans la métamorphose des Lépidoptères, et d'une façon générale, par une étude assez complète des divers organes, d'avoir chez une espèce donnée un aperçu d'ensemble des phénomènes métaboliques.

J'ai pris comme objet dans mes recherches les Hyponomeutes et principalement *Hyponomeuta padella* L. (*H. variabilis* Z), papillon bien connu par les dégâts qu'exercent ses chenilles sur le prunier, le prunellier et l'aubépine.

Il y a, par an, une seule génération d'*H. padella*. KALTENBACH (1874) a signalé en Allemagne une deuxième génération annuelle, mais ce fait n'a pas été vérifié.

D'après les observations de MARCHAL (1902), la ponte a lieu au mois de juillet, on peut compter dans chaque ponte jusqu'à quatre-vingts œufs ; ils sont englobés dans une substance agglutinante jaune, qui, durcissant à l'air, constitue une croûte. La ponte, lisse et claire au début, se ride et s'assombrit beaucoup, elle devient d'une couleur brun grisâtre et alors se confond facilement avec l'écorce de la branche qui lui sert de support.

Les chenilles éclosent au mois de septembre, mais restent pendant l'automne et l'hiver dans cette sorte de nid dont les parois sont formées par le rameau d'une part, la surface extérieure de la ponte d'autre part.

Dans mes élevages, les chenilles sont sorties de leur retraite hivernale vers le premier mai.

Elles subissent par la suite plusieurs mues.

Je les ai élevées dans des cages vitrées où je disposais des rameaux feuillus d'aubépine ou de prunier, dont elles se nourrissaient indifféremment. C'est entre le 23 et le 31 mai que les chenilles étaient le plus voraces.

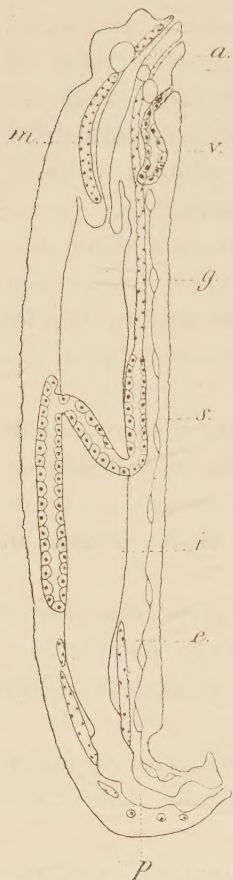


FIG. 1. Schéma montrant la disposition des organes. Coupe longitudinale d'une larve adulte. Le tube digestif est désigné par un simple trait. *a*, intestin antérieur; *i*, intestin moyen; *p*, intestin postérieur; *s*, glande de la soie; *e*, tubes de Malpighi; *m*, glande mandibulaire; *v*, glande ventrale; *g*, chaîne ganglionnaire.

Anatomie sommaire de la larve

Les chenilles de l'Hyponomeute se rattachent au type de larves éruciformes. Leur corps est cylindrique. Elles présentent un segment céphalique, trois segments thoraciques et dix segments abdominaux dont le dernier est un peu plus petit que les autres. La tête porte deux antennes rudimentaires et des appendices buccaux qui sont du type broyeur.

Les chenilles possèdent trois paires de pattes thoraciques articulées et cinq paires d'appendices abdominaux inarticulés.

Le tégument se compose d'une couche hypodermique recouverte d'une cuticule pigmentée. Celle-ci porte de nombreux poils; il y en a des petits et des grands.

Au niveau de l'orifice buccal et de l'anus, la cuticule se réfléchit et constitue le revêtement de l'intestin antérieur et postérieur.

Le tube digestif (fig. 1) comprend : l'intestin antérieur (*a*), moyen (*i*) et postérieur (*p*).

L'intestin antérieur ne dépasse pas le deuxième segment thoracique; il est constitué par une cavité buccale, un pharynx et un volumineux œsophage, dont la portion terminale s'enfonce dans l'intestin moyen.

L'intestin moyen est un énorme sac ovoïde qui occupe presque la moitié de la longueur de la larve. Il est suivi par l'intestin postérieur. Celui-ci, dans sa portion antérieure, envoie latéra-

lement deux cæcums dans lesquels viennent aboutir par deux canaux les tubes de Malpighi (*e*). Ces derniers sont au nombre de six. Dans leur portion proximale, ils flottent librement dans la cavité générale. Dans leur portion distale aveugle, ils s'entortillent intimement autour du rectum.

La glande de la soie (*s*) est constituée par deux énormes boyaux qui se terminent en cul-de-sac dans la portion abdominale de la larve; ils s'ouvrent d'autre part à la base de la lèvre inférieure. Dans l'abdomen, la glande est située dorsalement par rapport à l'intestin; elle est très épaisse, elle comprend un segment droit et un autre en forme de V. Toute cette portion est sécrétrice. Un peu avant d'arriver dans le thorax elle devient ventrale, s'amincit énormément et constitue le canal conducteur.

Non loin de son ouverture celui-ci reçoit les produits de la glande de Filippi.

On distingue encore d'autres glandes; parmi elles je citerai: La glande mandibulaire (*m*); elle suit l'intestin antérieur et vient s'ouvrir extérieurement à la base de la mandibule. Son extrémité en cul-de-sac se trouve dans le deuxième segment thoracique.

La glande pharyngienne est située sur la face ventrale du segment céphalique qu'elle ne dépasse pas.

La glande ventrale longe la face ventrale du thorax, elle s'ouvre à la partie supérieure du premier segment.

Le système nerveux comprend une paire de ganglions cérébroïdes, une paire de ganglions sous-œsophagiens, un petit ganglion frontal et une chaîne ventrale de onze ganglions (*g*), dont trois thoraciques et huit abdominaux.

Le cœur occupe une position medio-dorsale, mais devient plus profond dans le segment céphalique.

Tout le long de l'abdomen il est accompagné par des cellules péri-cardiales.

Le système respiratoire est du type péripneustique; il y a une paire de stigmates dans le prothorax, et une paire dans chaque segment abdominal.

Parmi les muscles tégumentaires, on reconnaît des longitudinaux qui occupent une position latéro-dorsale et latéro-ventrale et d'autres dorso-ventraux (obliques) dont la situation correspond à la ligne de séparation de deux segments.

Le tissu adipeux se présente sous forme de cordons ou de nappes. On distingue un corps adipeux superficiel et un autre profond.

Sur les deux faces du corps on trouve, accolé au cordon gras périphérique des segments thoraciques et abdominaux, un bourgeon dont l'aspect est différent de celui du tissu adipeux proprement dit. J'ai reconnu dans ces amas des « foyers de formation d'éléments gras et sanguins ».

Grands traits de la métamorphose

Les premières manifestations de la métamorphose chez l'*Hyponomeute* ont lieu à la fin de mai ou au commencement de juin.

Dans mes élevages, c'est vers cette époque que les chenilles ont cessé de manger. Elles quittaient les branches pour chercher une place favorable pour s'immobiliser. Leurs mouvements allaient en se ralentissant.

Elles se dirigeaient vers les coins les plus obscurs du toit de la cage. Dans les angles elles se ramassaient en paquets et commençaient à filer leur cocon. Si, dans les premiers jours de leur repos, on modifiait la position de la cage de façon à éclairer un peu leur groupement, on les voyait se disperser pour gagner un autre endroit toujours dans la pénombre.

Les phénomènes internes de la métamorphose débutent à ce moment.

L'une des manifestations les plus précoces est l'augmentation des éléments dans l'anneau imaginal antérieur, l'expulsion de l'intestin moyen larvaire, l'individualisation des myoblastes dans les futurs muscles du vol, la prolifération des cellules hypodermiques.

Du moment où la chenille cesse de se nourrir jusqu'à sa chrysalidation, on peut compter de sept à dix jours d'immobilité¹. La mue nymphale n'a lieu que un ou deux jours après que les larves ont fini de tisser leur cocon².

Lorsque la chrysalide apparaît, on reconnaît déjà les appendices définitifs appliqués contre la face ventrale du corps. Celui-ci est blanc jaunâtre et mou. Au bout de quelques heures une tache brunâtre apparaît à l'extrémité abdominale, sur la tête et au niveau du col ; plus tard toute la cuticule s'assombrit et s'épaissit.

Les yeux se voient nettement le dixième jour.

1. Pour faciliter cette observation un certain nombre de chenilles ont été isolées dans des petits bocaux. Il n'est pas impossible que les conditions anormales dans lesquelles elles se trouvaient aient un peu retardé leur mue.

2. Chez *H. padella* le cocon est d'un feutrage lâche et laisse voir par transparence la chenille. Chez *H. malinella*, que j'ai également eu l'occasion d'observer, le cocon est à parois épaisses et de couleur blanche.

Vers la neuvième-dixième journée, la plupart des organes et des tissus ont atteint leur structure définitive.

Suivant l'année, l'évolution des Hyponomeutes peut être plus ou moins avancée à la même époque. La durée de la métamorphose varie également. La chrysalidation avait lieu entre le 5 et le 15 juin, elle durait de treize à seize jours¹.

On trouvera, à la fin de ce travail, un tableau résumant approximativement la concordance chronologique des principales manifestations relatives à la métamorphose de *Hyponomeuta*.

Matériel et technique

J'ai étudié les principaux tissus et organes des Hyponomeutes à l'exception du système nerveux, du cœur et des trachées qui demanderaient une technique spéciale.

J'ai eu besoin pour mes observations d'un très grand nombre de chenilles ; j'en ai recueilli moi-même dans les environs de Paris ; plusieurs pontes me furent envoyées de la région bordelaise, où cet insecte cause de grands ravages.

Les chenilles de *Hyponomeuta* sont très souvent parasitées par les *Encyrtus fuscicollis*.

Le pourcentage des individus atteints était plus ou moins élevé suivant l'année et l'endroit d'où provenait la ponte.

Dans une des pontes que j'ai eues, 75 % des chenilles ont été parasitées.

J'ai fixé les larves à des stades très variés de leur vie active et de leur repos. En venant à de fréquents intervalles dans la journée observer les chenilles immobilisées, il m'a été possible de prélever des chrysalides juste au moment de leur sortie de la peau larvaire. J'ai pu ainsi noter l'heure précise des mues et plus tard fixer des nymphes dont je connaissais l'âge à peu près exact. C'est pendant l'immobilité de la larve et pendant les quatre premiers jours de la nymphose que les transformations sont les plus actives et qu'il faut fixer le plus grand nombre d'individus.

Avant fixation, j'immergeais les Hyponomeutes dans de l'eau portée à 60-70 cent. Ce procédé provoque la coagulation du sang et permet ensuite l'incision des téguments. Après cela, je plongeais les individus dans le fixateur.

1. Dans mes élevages j'ai conservé des papillons vivant pendant 5 semaines.

Comme fixateurs, j'ai employé le liquide de Gilson au sublimé, le picroformol alcoolique et le picroformol à l'eau de Bouin. Ce sont les fixateurs au formol qui m'ont donné les meilleurs résultats.

J'ai coloré le plus souvent les coupes au glychémalun, puis différencié par l'alcool à 70° acidulé de *HCL* et coloré à l'éosine ou à l'aurantia.

J'ai également employé l'hématoxyline au fer de Heidenhain et le procédé de Mann.

Le liquide de Borrel m'a parfois servi comme fixateur pour l'étude du tissu adipeux ; j'ai ensuite usé de la safranine ou du rouge Magenta, picro-indigo carmin.

Les frottis furent fixés au sublimé acétique et coloré au glychémalun-éosine.

Etant donnée la diversité des processus présentés pour un même organe par les Insectes des différents ordres, je ne m'astreindrai pas à faire l'historique complet de tous les travaux antérieurs. Je me bornerai à rappeler les ouvrages qui ont trait aux Lépidoptères ; je ne ferai allusion à d'autres travaux que s'il est utile de comparer leurs résultats avec ceux que j'ai moi-même obtenus.

ÉLÉMENTS SANGUINS

Je décrirai d'abord les éléments de la cavité du corps, globules du sang, dont la connaissance est nécessaire pour l'examen ultérieur des phénomènes présentés pendant la métamorphose par les autres organes.

On distingue dans le liquide sanguin de la larve de *Hyponomeuta padella* différents éléments. En voici les principaux :

- 1° Proleucocytes ;
- 2° Leucocytes jeunes ;
- 3° Leucocytes âgés ou phagocytes ;
- 4° Leucocytes à inclusion grasse ;
- 5° Leucocytes à granules.

1° *Proleucocytes* (fig. II p) : Cellules plus ou moins arrondies, ovalaires ou polygonales mesurant à peu près 5-9 μ et dont le noyau occupe presque tout l'espace cellulaire. Le fond du noyau est clair. Parmi les nombreux grains chromatiques se trouve un nucléole ou deux (fig. 1 *prl*). La chromatine peut également être compacte et le nucléole indistinct. La mince

couche de cytoplasme entourant le noyau est fortement chromatophile. Ces éléments se multiplient par caryocinèse.

Ils se rencontrent principalement au voisinage des foyers de formation des globules sanguins. Ce sont les leucocytes de 1^{er} ordre de METALNIKOFF, les proleucocytes de HOLLAND⁷.

2^o *Leucocytes jeunes* (fig. II) : Cellules mesurant en moyenne 8-14 μ de longueur et présentant des formes diverses; elles sont allongées, triangulaires, fusiformes, à un ou deux pseudopodes polaires. Le noyau se présente de la même façon que celui des proleucocytes. Parfois on rencontre deux noyaux (I).



FIG. II. p, proleucocyte; L, jeune leucocyte à deux noyaux; les autres éléments présentent les différentes formes de jeunes leucocytes. $\times 1260$.

Dans le cytoplasme chromatophile se dessinent souvent quelques taches claires¹. Ces éléments sont des proleucocytes accrus. Je les désignerai

comme des leucocytes jeunes. Ils se rencontrent chez la larve, chez la nymphe et chez l'imago, ils sont réduits en nombre chez ce dernier. Par leur aspect, ces cellules rappellent les phagocytes de HOLLANDE, mais chez *Hyponomeuta padella*, leur rôle m'a semblé très restreint dans l'englobement des débris histolysés.

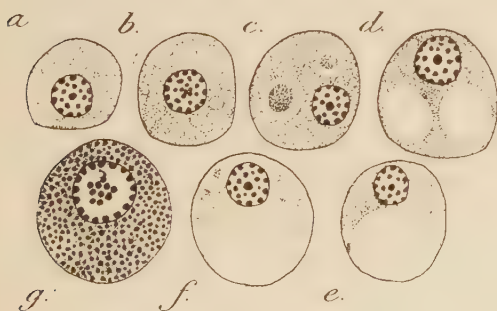


FIG. III. a, b, c, d, leucocytes âgés ou phagocytes; e, f, leucocytes à inclusion grasse; g, leucocyte granuleux. $\times 1260$.

3^o *Leucocytes âgés ou phagocytes* (fig. III et IV) : Cellules plus ou moins sphériques, ovalaires ou polygonales au moment du repos (fig. III a, b). Elles sont amiboïdes ou présentent un bout allongé lorsqu'elles se déplacent (fig. IV b). Leurs dimensions sont

1. J'insiste sur la présence de vacuoles dans les leucocytes libres répandus dans la cavité générale, car BERLESE décrit et figure ces éléments chez *Hyponomeuta* comme entièrement homogènes et dépourvus de vacuoles.

variables, et en rapport avec les inclusions qu'elles contiennent μ .

La position du noyau n'est pas constante : il est parfois central, parfois excentrique (fig. III c). Les granulations chromatiques sont très espacées, un nucléole peut exister ou non. Le suc nucléaire est très clair. Le cytoplasme éosinophile contient quelques vacuoles (fig. III a). Il enferme quelquefois de minuscules granulations éosinophiles poissieuses. Ces cellules présentent un stade plus avancé des jeunes leucocytes à cytoplasme chromatophile (fig. II). Elles sont très nombreuses : on les trouve chez les jeunes larves, chez les larves âgées, chez les chrysalides et chez les imago.

Ces leucocytes peuvent se charger d'inclusions albuminoïdes¹ et grasses (fig. III b, d). En même temps ils s'agrandissent énormément et alors sont difficiles à distinguer de certaines cellules adipeuses dont la taille est plus petite que celle de leurs congénères.

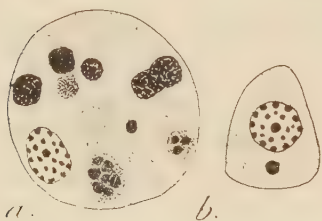


FIG. IV. a, sphère de granules; b, phagocyte. $\times 1260$.

Les leucocytes âgés sont de vrais phagocytes. Ce sont eux qui pendant la métamorphose se chargent des débris de destruction et se transforment en *sphères de granules*² (fig. IV a, b; fig. XVIII sg;

fig. XXI phl; fig. XXII, XXVII sg); ils peuvent alors augmenter beaucoup de taille (comparer a et b de la fig. IV).

CUÉNOT (1891) ne croit pas que chez les Lépidoptères les amibocytes puissent jouer un rôle actif dans la phagocytose. Il dit :

« Les amibocytes étant tous bourrés d'albuminoïdes, se dissolvent naturellement dans le liquide sanguin et ne peuvent servir que difficilement à la désagrégation des tissus ou phagocytose³ ».

1. Le procédé de Mann permet de déceler dans le cytoplasme de certains de ces leucocytes des petites inclusions de forme cristalloïde.

2. WEISMANN (186.) le premier a remarqué les « Körnchenkugeln » chez *Calliphora*. CHUN (1876) les a observés chez *Sphinx ligustri*. Ce n'est que depuis KOWALEWSKY (1885-1887) et VAN REES (1884-1888) que l'on sait que ces formations sont des phagocytes bourrés de débris des tissus qu'ils digèrent.

CH. PÉREZ (1908) a traduit « Körnchenkugeln » par le mot « sphères de granules ». C'est cette expression que je vais employer.

3. CUÉNOT (1891) en se basant sur les relations existantes entre ces deux sortes d'éléments place les Lépidoptères dans un groupe à part où comme il dit, avec les amibocytes typiques, existent des amibocytes remplis de substance albuminoïdes.

Il range dans un second groupe tous les autres Insectes, où les leucocytes ne contiennent ni inclusions albuminoïdes, ni grasses et où par ce fait même la distinction entre ces éléments,

Et plus loin :

« Au lieu de dévorer les tissus, il semble que ce sont eux qui ont été absorbés à titre de matériaux nutritifs. »

Nous verrons plus tard que ces éléments peuvent en même temps accumuler des réserves albuminoïdes et prendre part à la phagocytose (voir p. 000).

4° *Cellules à inclusion grasse* (fig. III e, f) mesurant en moyenne de 9-12 μ ; elles présentent sur les coupes une très grande vacuole dont le contenu noircit par l'acide osmique. Le noyau est toujours périphérique. Le cytoplasme est éosinophile. Après la coloration au Mann, on distingue dans celui-ci de même que dans les leucocytes âgés, quelques inclusions rouges de forme cristalloïde (f. fig. III).

Ces éléments ne prennent que rarement part à la phagocytose.

Ils sont très fréquents au moment de la nymphose, et manquent chez l'adulte. J'en ai trouvé de pareilles chez des jeunes chenilles (fig. I l. gr.) où elles n'ont pas été signalées jusqu'ici.

Ils rappellent certaines cellules adipeuses au moment de la métamorphose, dont les inclusions grasses peuvent également se réunir en un seul amas (voir p. 75).

D'autre part, par leur conformation, leur taille et celle de leur noyau, ils se rapprochent des leucocytes.

Il est probable que les éléments en question sont des leucocytes modifiés et que cette modification a eu surtout lieu au moment de la métamorphose; elle consiste en ce que certains leucocytes se chargent abondamment de gouttelettes grasses qui se réunissent en une seule et repoussent le noyau à la périphérie.

On trouve des termes de passage entre les leucocytes âgés et les cellules à inclusion grasse (comparer les éléments c, d, e, f de la fig. III).

En somme, ce sont des éléments qui par leur aspect général tiennent à la fois de la cellule grasse et du leucocyte. Je reviendrai encore sur ce sujet lorsque j'étudierai le tissu adipeux (voir p. 75).

MAYER (1896) a rencontré des cellules vacuolaires semblables dans l'hémolymph des cavités alaires chez *Samia cecropia* et *Vanessa antiopa*. L'auteur les considère comme des corpuscules sanguins dégénérés¹.

1. These vacuolated cells appear to be blood corpuscles which are degenerating, for it is certain that there are no vacuolated blood corpuscles to be met with in the larva, or in the older pupae.

Tout en admettant qu'il s'agit là des leucocytes modifiés, je dois cependant remarquer que l'auteur est trop exclusif en niant la présence des vacuoles dans les leucocytes des larves et des nymphes âgées. Ces vacuoles sont petites mais elles existent.

Ces éléments correspondent aux leucocytes granuleux modifiés de HOLLANDE (1913).

5° *Leucocytes à granules* (fig. III g). Ce sont des cellules plus ou moins arrondies dont le diamètre est environ de 12 μ . Le noyau est toujours central, les granulations chromatiques sont peu nombreuses et espacées, un nucléole existe.

Souvent sur les coupes les granulations se montrent situées sur la périphérie du noyau, quelques autres granulations occupent son centre (fig. III).

Le cytoplasme ne contient généralement pas de vacuoles, mais il est bourré d'assez grosses granulations arrondies prenant très fortement l'éosine. Les affinités de ces inclusions pour l'éosine sont plus prononcées que celles des inclusions albuminoïdes de la plupart de cellules grasses ; les vacuoles font généralement défaut ; lorsqu'elles existent, elles sont très petites.

Les éléments à granules ne jouent pas le rôle de phagocytes. On les trouve répandus dans la cavité générale pendant toute la vie de l'insecte. Ils sont moins nombreux que les leucocytes jeunes et les leucocytes âgés (phagocytes).

TISSU ADIPEUX

BERLESE (1911) a étudié la métamorphose du tissu adipeux chez *Pieris brassicae*, *Sericaria mori*, *Hyponomeuta malinella*.

Chez *Pieris*, l'auteur constate que les cellules adipeuses proviennent directement des amœbocytes. Il a observé, chez les larves un peu avant leur éclosion et chez les toutes jeunes chenilles, des leucocytes et des cellules adipeuses libres ; de nombreux passages existent entre ces deux sortes d'éléments. Chez les jeunes larves (quatre jours), l'accroissement des nappes adipeuses se fait par la réunion à la nappe de nouveaux éléments dérivant des leucocytes. Chez *Sericaria*, les cellules adipeuses se multiplient pour leur propre compte.

En général, chez les Lépidoptères, le tissu adipeux de la larve passe entièrement à l'imago.

Les cellules adipeuses sont de vrais trophocytes. Elles accumulent les réserves grasses et albuminoïdes.

L'époque de l'apparition des inclusions albuminoïdes est en rapport inverse avec la production de la soie. Dans les espèces qui, par exemple,

comme *Sericaria* filent un riche cocon, l'accumulation de ces inclusions a lieu chez la larve en train de filer.

Les réserves albuminoïdes postlarvaires représentent les produits d'élaboration de la dernière nourriture ingérée ou de la destruction de l'épithélium larvaire du mésentérum.

Les substances albuminoïdes ne sont pas élaborées à l'intérieur même des cellules grasses, elles s'y déposent sous forme de produits déjà élaborés par le tube digestif.

Une digestion intracellulaire des réserves albuminoïdes a lieu et les urates¹ qui en proviennent persistent plus ou moins longtemps à l'intérieur des cellules.

POSPIELOW (1911) constate qu'au moment des mues larvaires des amibocytes se séparent des épaissements épithéliaux des trachées et d'autres foyers sanguins. Ils constituent le corps adipeux larvaire.

Au début de la nymphose, de nouvelles nappes adipeuses se forment de la même manière. L'auteur distingue les corps gras : embryonnaire, larvaire et nymphal. Avant la mue nymphale, des granulations éosinophiles apparaissent dans les cellules adipeuses.

Dans certaines espèces, ces granulations se transforment en des corps cristalloïdes particuliers. Il décrit de ces formations chez *Vanessa polychloros*, *Aporia crataegi*, *Agrotis segetum*, dont les imagos présentent, au moment de leur éclosion, des glandes génitales incomplètement développées.

Chez les nymphes de *Malacosoma castrense*, les cellules grasses ne contiennent pas de corps cristalloïdes ; par contre, les tubes de Malpighi de cette espèce en sécrètent de spéciaux.

Enfin, l'auteur observe que certains Bombycides n'ont de cristalloïdes ni dans les cellules grasses, ni dans les tubes de Malpighi.

Chez *Vanessa*, les imagos présentent à leur éclosion des nappes adipeuses

Le corps gras n'existe guère chez les papillons de *Malacosoma neustria*.

1° TISSU ADIPEUX CHEZ LA LARVE

Nous allons maintenant étudier le tissu adipeux chez *Hyponomeuta*. Chez les chenilles à peine sorties de leur sommeil hivernal, le tissu

1. On pourrait se demander si les urates sont réellement dus à la digestion des produits albuminoïdes et s'ils ne faudrait pas plutôt regarder les cellules adipeuses comme des organes excréteurs jouant ce rôle durant le non fonctionnement des tubes de Malpighi.

adipeux est constitué par des nappes correspondant à une seule assise cellulaire (fig. 1 c, a), plus rarement à deux (fig. va).

Les limites cellulaires sont tantôt visibles, tantôt indistinctes, mais, même lorsqu'elles existent, elles ne sont jamais parfaitement nettes. Le noyau est plus ou moins arrondi ou ovale.

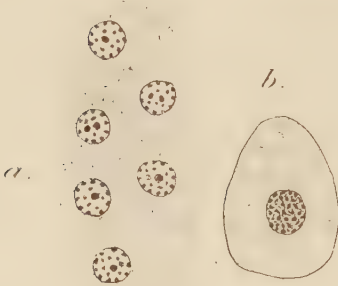


FIG. 5. a, nappe des cellules adipeuses chez une larve à peine sortie de son sommeil hivernal. $\times 1575$; b, cellule adipeuse provenant du foyer d'origine d'éléments gras et adipeux à un stade avancé de son évolution; fortement grossie. Larve demi-adulte.

Le cytoplasme est très chromatophile, il renferme de rares et petites inclusions graisseuses. Certaines cellules n'en contiennent point.

A ce stade, les cellules adipeuses et surtout celles qui sont encore dépourvues de gouttelettes grasses, rappellent énormément, par leur aspect, les leucocytes jeunes, également chromatophiles. Nous aurons encore à revenir sur les affinités qui existent entre ces deux

sortes d'éléments; constatons pour le moment leur ressemblance.

Les cellules adipeuses grossissent rapidement, leurs inclusions s'accroissent très vite en taille et en nombre et bientôt elles réduisent le cytoplasme chromatophile à de minces trabécules déterminant un réseau autour de ces gouttelettes graisseuses (fig. 1, 2 c. a.). Ces inclusions noircissent par l'acide osmique, mais sont dissoutes par les autres réactifs et alors se présentent sur les coupes comme des vacuoles de dimension variée.

Il y en a des petites et des grandes, certaines même sont plus volumineuses que le noyau. On peut trouver dans une même cellule des gouttelettes de taille variée. Mais il arrive aussi que les petites ou les grandes vacuoles sont localisées dans différentes cellules. La figure VI nous en montre un exemple.

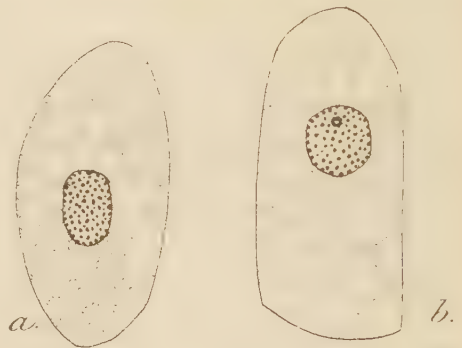


FIG. 6. Deux cellules adipeuses de l'abdomen d'une larve d'âge moyen. $\times 1130$.

Chez une larve demi-adulte, on distingue des nappes adipeuses périphériques situées immédiatement au-dessous de l'hypoderme et d'autres

profondes, qui entourent l'intestin moyen et se trouvent intercalées entre les organes.

Les cellules de chaque nappe sont entourées par une membrane conjonctive. Les limites entre les éléments sont assez nettes, mais parfois elles peuvent être indistinctes. Les cellules sont ovalaires ou polygonales (fig. VI *a, b*), leur taille varie entre 25 et 40 μ . Les noyaux sont plus ou moins arrondis, ovalaires quelquefois polygonaux lorsqu'ils sont comprimés par les gouttelettes grasses (fig. VI, VII, fig. 1, 2, *c. a.*). Ils sont tantôt centraux, tantôt excentriques, leur situation n'est pas constante. Ils mesurent de 7 à 9 μ .

Après fixation préalable au sublimé acétique et coloration à l'hématoxyline de fer et éosine, les noyaux apparaissent sur les préparations comme des vésicules claires à membrane éosinophile épaissie; la chromatine condensée en deux ou trois gros amas est située au centre.

Sur les préparations des chenilles fixées au formol picrique, et colorées au glychémalun et éosine, la membrane nucléaire est moins épaisse, les granulations chromatiques sont dispersées et parmi elles se trouvent un ou deux nucléoles (fig. 1, 2, *c. a.*, fig. VII).

Chez une chenille en train de muer que j'ai eu l'occasion d'observer, les granulations chromatiques occupaient la périphérie du noyau, un ou plusieurs nucléoles se trouvaient au milieu (fig. VII).

Prolifération des cellules au moment des mues

Au moment des mues, les noyaux se multiplient activement, les divisions caryocinétiques se rencontrent très fréquemment aussi bien dans les couches périphériques que dans les couches profondes. La figure VII nous en montre trois sur un espace relativement petit. La prolifération indirecte des éléments adipeux au moment des mues semble être un fait

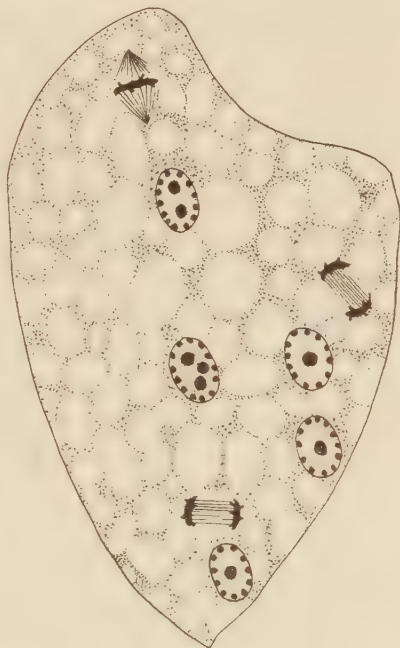


FIG. VII. Nappe adipeuse chez une larve se préparant à la mue; *c.* caryocinèse. $\times 700$.

assez général chez les Lépidoptères. BERLESE la signale chez *Sericaria Mori* et POSPIELOW chez différents Bombycides ¹.

La prolifération étant très active et les divisions cellulaires ne succédant pas immédiatement à celle des noyaux, il en résulte des syncytiums. A ce moment, les noyaux peuvent être très rapprochés et même réunis. Ces couples de noyaux se rencontrent fréquemment chez une larve se préparant à la mue. Plus tard, ils s'éloignent et les cloisons cellulaires se forment. Dans certaines cellules, les noyaux restent rapprochés. On a ainsi des éléments à plusieurs noyaux (fig. VIII) ².

Homologie originelle du tissu adipeux et des éléments sanguins

C. SCHÆFFER (1889) a trouvé chez *Hyponomeuta eronymella*, aux environs des disques alaires, des formations particulières et les a nommé « Blutbildungsherd » foyer de formation des éléments sanguins.

Pour SCHÆFFER, ces foyers de formation des éléments sanguins ne seraient autre chose qu'une portion du tissu adipeux resté à l'état embryonnaire et ayant conservé la faculté de produire des leucocytes.

J'ai moi-même trouvé chez les jeunes larves et jusqu'à un stade assez avancé de leur vie active des formations analogues. Ce sont des amas chromatiques fusionnés au corps gras externe et qui s'en distinguent même à un faible grossissement, grâce aux affinités énormes qu'ils ont pour les colorants basiques.

Je les ai observé chez *Hyponomeuta padella*, dans le thorax (fig. IX) et en outre dans les différents segments abdominaux où ils n'ont pas été signalés par SCHÆFFER. Ils y sont situés dans les nappes périphériques sur les faces latérales de la larve. Ils ne sont pas continus tout le long de l'animal ; ils forment des masses distinctes dans chaque anneau.

Examinons un de ces amas abdominaux chez une larve adulte : sa description pourra aussi bien s'appliquer aux amas thoraciques. La figure IX nous présente très schématiquement la coupe transversale d'une de ces formations soudée à la nappe adipeuse.

1. POYARKOFF (1916) a observé la multiplication caryocinétique immédiatement avant la mue chez la Galéruque de l'Orme. Cette prolifération n'a été observée ni chez les Hyménoptères, ni chez les Muscides.

2. L'aspect syncytial du tissu adipeux a été expliqué par des auteurs tels que LEYDYG, GRABER WIELOWIEJSKY, comme une conséquence de la fusion complète des amibocytes, et même lorsque les cellules gardent leur individualité, ces auteurs pensent que ce fait est dû à ce que la fusion n'est pas encore terminée.

C'est CARNOY le premier qui a montré que l'état syncytial du corps adipeux provient d'une multiplication rapide des noyaux non suivie de division cellulaire. N'ayant pas rencontré des caryocinèses, il croyait qu'il s'agissait d'une division directe.

Nous étudierons d'abord la portion de cet ensemble qui, sur le schéma, est désigné par la lettre *A*.

La figure 2 nous la montre à un plus fort grossissement.

L'aspect du tissu adipeux correspond à celui dont j'ai donné déjà la description chez une larve demi-adulte. Le bourgeon qui lui est accolé se présente à première vue comme un amas de nombreux noyaux baignant dans un cytoplasme très chromatique. Ce n'est qu'en regardant plus attentivement et en variant la mise au point qu'on distingue les limites cellulaires et encore celles-ci manquent-elles souvent.



FIG. VIII. Schéma d'un ensemble du corps gras et du foyer d'origine d'éléments gras et adipeux. Les figures de détail se trouvent dans la planche I, fig. 1 et 2.

Suivons ce bourgeon sur la figure 2. Les noyaux sont arrondis ou ovalaires. Les granulations chromatiques sont dispersées sur le fond clair de la substance nucléaire; il y a un ou deux nucléoles.

Nous voyons sur la figure une division caryocinétique. Ce mode de mul-

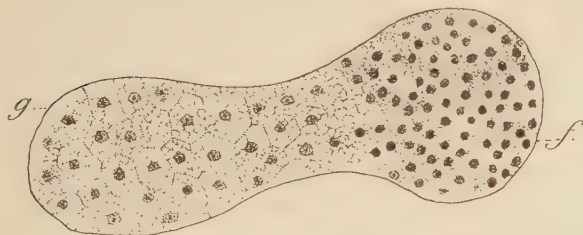


FIG. IX. Nappe adipeuse superficielle dans le thorax d'une larve d'âge moyen. *g*, corps gras; *f*, foyer d'origine d'éléments gras et adipeux. $\times 35$.

tiplication se rencontre fréquemment sur d'autres coupes. Le cytoplasme est très dense et chromatophile, il montre par-ci par-là des petites vacuoles graisseuses.

Sur certaines préparations, on suit nettement le passage des éléments chromatiques aux cellules adipeuses proprement dites. A la limite des deux masses, quelques cellules présentent déjà des vacuoles caractéristiques du tissu gras, tout en conservant encore un riche cytoplasme chromatophile.

Si maintenant nous comparons ce bourgeon chromatique avec le tissu adipeux d'une chenille à peine sortie de son sommeil hivernal (voir p. 60), nous voyons que tous deux présentent des caractères identiques. Les élé-

ments sont à peu près de la même dimension, les limites cellulaires existent, mais se voient avec difficulté, les noyaux sont plus ou moins arrondis ou ovalaires et remplis de granulations plus sombres que le suc nucléaire. Le cytoplasme est très chromatophile et enferme de rares gouttelettes adipeuses. Si donc, dans le cas de la toute jeune chenille, nous admettons qu'il s'agit d'un tissu adipeux ayant gardé ses caractères embryonnaires et dont les réserves sont encore peu développées, ne pouvons-nous pas appliquer la même définition au massif se trouvant en continuité avec la nappe adipeuse définitive (fig. 1) ?

Ceci me paraît vraisemblable et je le considérerai comme un corps gras jeune dont les éléments se différencieront par la suite¹.

Je ferai remarquer encore une particularité de cette masse ; elle conserve la faculté de proliférer pendant toute la vie de la larve (fig. 2), tandis que dans le corps adipeux parfaitement différencié, les multiplications ne se produisent qu'au moment des mues (v. p. 61 et fig. VII).

Examinons maintenant dans le même amas la portion voisine qui, sur le schéma VIII, est représentée par la lettre B. La figure 1 en est l'image grossie. Elle est très différente de la région que nous venons de décrire. Nous y voyons des éléments nombreux plus ou moins rapprochés, mais même lorsqu'ils sont contigus, leurs limites cellulaires sont distinctes. Plusieurs de ces éléments sont fusionnés aux cellules adipeuses, la plupart en sont éloignés. Leur forme est très variée. Ils sont polygonaux, ovalaires, fusiformes, quadrangulaires ou triangulaires. Les noyaux sont ovalaires ou arrondis, les granulations chromatiques sont petites ; il y a un, deux ou plusieurs nucléoles, le suc nucléaire est clair, le cytoplasme dense et chromatophile est généralement exempt de vacuoles.

Ces éléments prolifèrent activement. On peut en juger par le dessin 1, nous y voyons cinq caryocinèses.

Les cellules en train de se multiplier sont généralement arrondies ou quadrangulaires, leur cytoplasme est un peu moins basophile que celui de leurs congénères.

De ces éléments ceux (*pri*) dont le noyau occupe presque tout le corps de la cellule sont identiques aux proleucocytes et ceux (*l*) dont le cytoplasme est plus développé rappellent les leucocytes jeunes chromatiques que l'on trouve dans la cavité du corps ; ils n'en diffèrent que par l'absence d'une ou de plusieurs taches claires.

1. FIG. IV *b* nous montre un de ces éléments à un stade plus avancé de son évolution.

Il faut en effet regarder ces cellules comme des éléments sanguins.

Je ferai remarquer que, si on suit l'amas de leucocytes que nous venons d'examiner (*B* sur le schéma XI et fig. 1) sur une série de coupes, on voit qu'à un certain moment il se trouve en continuité manifeste avec la nappe adipeuse, il se présente alors de la même manière que le massif que nous avons décrit précédemment (*A* sur le schéma VIII et fig. 2).

Au contraire, si on suit l'amas voisin (*A* sur le schéma VIII et fig. 2), on le verra à certains niveaux émettre de nombreux leucocytes et on aura alors l'aspect semblable à celui que nous voyons fig. 1. En d'autres termes, le massif chromatique donne à la fois des cellules adipeuses et de globules sanguins.

Je pense qu'il faudrait interpréter ce processus de la façon suivante.

Les cellules adipeuses et les globules sanguins ont la même origine mesenchymateuse, mais tandis que certains éléments évoluent rapidement en leucocytes ou en cellules adipeuses, d'autres, restés au contact du corps gras, persistent longtemps sans différenciation, et constituent ces foyers mixtes d'éléments gras et de leucocytes.

J'ai rencontré chez les larves à peine sorties de leur sommeil hivernal, dans l'abdomen, au voisinage proche du corps gras périphérique des amas leucocytaires semblables à ceux que je viens de décrire chez la larve demi-adulte. Mais chez les très jeunes chenilles, il n'y a pas de différence entre le tissu adipeux caractéristique et le tissu adipeux resté à l'état non encore différencié. Tout le corps gras est constitué par des petits éléments chromatophiles ne présentant que de très rares et minuscules gouttelettes.

BERLESE (1901) et POSPIELOW (1911) ont également constaté la présence des leucocytes se trouvant au voisinage du corps gras chez les jeunes larves des Lépidoptères.

Ce sont pour ces auteurs des amibocytes qui se réunissent aux cellules adipeuses préexistantes pour augmenter le nombre de leurs éléments. Telle n'est pas mon opinion dans le cas de *Hyponomeuta*. Me basant sur l'étude que j'ai faite des foyers mixtes d'éléments sanguins et adipeux, je considère que les amas de leucocytes qui se trouvent au voisinage des nappes adipeuses ne sont pas des globules venus du dehors et non encore complètement fusionnés.

Je regarde ces éléments comme naissant sur place et destinés à se répandre dans la cavité générale.

Il m'est arrivé d'observer parmi les proleucocytes et les jeunes leucocytes un de ces éléments à vacuole (fig. 1, *l. gr.*) qui sont si abondants au moment de la métamorphose et que je considère comme des leucocytes chargés de substances grasses (voir p. 57).

Comment expliquer la présence d'un de ces éléments vacuolaires dans la masse formatrice des globules blancs qui ont leur cytoplasme encore parfaitement homogène ?

Ceci n'est-il pas une preuve de plus des affinités qui existent entre les éléments sanguins et adipeux ?

Nous avons vu (p. 64) que les proleucocytes et les leucocytes jeunes, au moment où ils se séparent de leur foyer d'origine, ne renferment généralement pas de vacuoles ni d'inclusions (fig. 1, *pr. l.*), tandis que dans les éléments provenant du même foyer, mais destinés à donner le tissu adipeux, les petites logettes grasses commencent à apparaître (fig. 29).

On peut s'imaginer qu'à ce moment la différenciation des éléments n'étant pas encore très accentuée, l'un d'eux contenant déjà quelques inclusions se détache et donne un leucocyte à inclusion grasse. Ainsi un élément mésenchymateux peut indifféremment évoluer en une cellule adipeuse ou en un leucocyte.

2° MÉTAMORPHOSE DU TISSU ADIPEUX

La multiplication des cellules grasses définitives qui se produit au moment des mues (fig. VII) et la différenciation des nouveaux éléments dans le corps gras externe qui se poursuit pendant toute la vie larvaire aboutissent à former dans le thorax et l'abdomen de la chenille un tissu adipeux abondant. A partir de la dernière mue larvaire, les éléments ne prolifèrent plus. On n'observe leur division ni chez la chenille au repos ni chez la nymphe.

Des modifications apparaissent dans le corps gras au moment où la larve cesse de prendre de la nourriture, les membranes entourant les nappes adipeuses commencent à disparaître et les cellules se libèrent. Ceci a lieu dans le thorax, dans les deux premiers et dans les deux derniers segments abdominaux.

Les cellules isolées (fig. XI, XII, XIV, XV) sont arrondies ou ovoïdes ; elles ont le plus souvent un seul noyau, mais certaines en ont deux (fig. X) et même trois (fig. XI), celles-ci sont généralement plus grandes.

Le noyau est arrondi, ovalaire ou polygonal, sa chromatine est un peu

plus dense que chez la larve active, mais les granulations sont distinctes, un nucléole existe. On trouve encore d'autres noyaux dont la membrane nucléaire est particulièrement nette; les granulations chromatiques sont peu nombreuses, et situées surtout à la périphérie.

Dans la partie moyenne du corps, le tissu adipeux baigne dans le sang qui sur les préparations se montre sous l'aspect d'un coagulum éosinophile.

Les cellules des nappes profondes restent unies entre elles, et les limites cellulaires s'évanouissant, elles forment de larges syncytiums. Les vacuoles sont volumineuses et espacées. Dans le corps périphérique, un grand nombre de cellules restent aussi accolées, mais leurs cloisons ne disparaissent pas, elles gardent leur individualité. Néanmoins, on rencontre quelques rares cellules isolées, dont le nombre s'accroîtra chez la nymphe.

Réserves albuminoïdes

Chez la chenille qui a cessé de manger, les cellules adipeuses commencent à élaborer les réserves albuminoïdes; celles-ci s'accroissent en même temps que la graisse diminue.

Chez la larve qui a filé son cocon, ces inclusions sont déjà très abondantes, mais leur aspect varie suivant la région où elles se trouvent (fig. x, xi, xv).

Dans le thorax, ces granulations sont très petites et on peut difficilement distinguer leur forme, il m'a cependant semblé qu'elles sont plus ou moins sphériques, plus rarement allongées. Parmi ces minuscules inclusions, on en rencontre parfois qui sont un peu plus grandes. Certaines cellules sont complètement bourrées par ces granules, et ne montrent plus aucune trace de goutte grasse (fig. xv c). Dans d'autres éléments, les inclusions albuminoïdes sont disposées dans les intervalles qui séparent les vacuoles (fig. xv a, b, d). Parmi les granulations, il y en a qui sont très pâles, d'autres plus franchement éosinophiles; les plus grosses présentent parfois des affinités pour l'hémalun.

Je n'ai pas observé que les inclusions qui se trouvent autour du noyau prennent intensivement l'hémalun comme l'a décrit BERLESE, mais cepen-

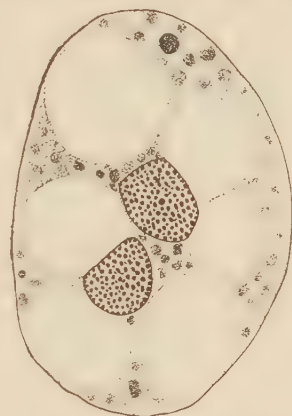


FIG. X. Cellule adipeuse à deux noyaux, jeune nymphe. $\times 1700$.

dant quelques-unes disséminées dans la cellule se distinguent des autres par leur teinte violacée¹.

Dans l'abdomen les inclusions albuminoïdes sont beaucoup plus grandes que dans le thorax, elles sont surtout volumineuses dans le corps gras profond, au voisinage de l'intestin moyen.

La forme de ces inclusions est variée. Elles sont tantôt sphériques ou sphéroïdales (fig. X, XI C), mais le plus souvent rectangulaires, allongées



Fig. XI. A, cellule adipeuse se trouvant au voisinage de l'intestin moyen, nymphe âgée de sept jours; B, cellule adipeuse à trois noyaux du thorax d'une chrysalide de trois jours; C, cellule adipeuse appartenant à la nappe qui entoure le testicule, larve immobilisée au début de sa métamorphose. $\times 1130$.

et se présentent comme des corps cristalloïdes (fig. XI, A). Souvent, ces cristalloïdes se montrent logés dans des vacuoles.

Quelle est la signification de ces corps cristalloïdes si répandus chez *Hyponomeuta*? Je ne les ai pas examinés au point de vue chimique, je ne puis donc les juger que d'après leurs affinités pour les colorants. De même que les petites inclusions sphériques ou sphéroïdales, ils sont éosinophiles. Le procédé de Mann les teint en rose brillant. Ils prennent fortement l'hématoxyline et l'aurantia. Après fixation au Flemming et coloration à la safraninè, ils deviennent rouges. Ils ont donc les mêmes affinités que les inclusions albuminoïdes, et il faudrait les regarder

comme des corps protéiques qui ont pris cette forme régulière; ils rappellent par cette propriété les plaquettes vitellines.

POSPIELOW montre sur une préparation, chez *Agrotis segetum* (fig. 28 de l'auteur), des corps cristalloïdes dont l'aspect est tout à fait semblable à ceux que j'ai trouvés chez *Hyponomeuta*. Par leur dissolution dans les acides et leur fragmentation ces corpuscules rappellent les Dotterkörper des œufs des Sélaciens et des Amphibiens. Se basant sur cette ressemblance, POSPIELOW suppose (1906) que les corps cristalloïdes

1. Je ne discuterai pas ici l'opinion de BERLESE pour lequel les substances albuminoïdes se déposent dans les cellules grasses sous forme de produits déjà élaborés par le tube digestif. Cette interprétation est contraire aux notions physiologiques admises, elle a été depuis maintes fois démentie.

représentent une réserve temporaire de vitellus dans les cellules grasses, avant son incorporation dans les œufs en formation. L'auteur trouve dans les œufs de *Vanessa polychloros* (1911) des plaquettes vitellines ne différant que par leurs dimensions, plus petites, des corps cristalloïdes contenus dans les éléments adipeux.

KRASILCHTCHIK (1908) rencontre dans les cellules grasses de certains Papillons des corps cristalloïdes, il les homologue aux pseudo-nuclei de BERLESE.

On a signalé dans les cellules grasses des Lépidoptères des cristaux d'urates.

BERLESE (1901) observe dans le corps gras de *Pieris* des cristaux d'urates (il ne les a pas vus chez *Hyponomeuta*).

Chez *Heterogenea limacodes*, R. SAMSON (1908) a vu des cristaux d'urates dans le corps gras d'une nymphe de trente jours dont les tubes de Malpighi étaient déjà fonctionnels.

Les urates, comme on le sait, prennent les teintes chromatiques; il est difficile de regarder comme tels les formations cristalloïdes de *Hyponomeuta* qui sont uniformément éosinophiles. Si ces corps renferment des traces d'urates, en tout cas les procédés micro-chimiques employés maintenant ne permettent pas de les déceler¹.

Voyons maintenant ce que sont devenues les inclusions albuminoïdes chez *Hyponomeuta*. Chez la jeune nymphe elles se sont beaucoup accrues. Ceci est particulièrement visible dans le thorax, où elles étaient minuscules au début de la métamorphose. Des corps cristalloïdes et des granulations sphéroïdales se rencontrent simultanément; ces dernières sont particulièrement répandues dans le thorax; dans l'abdomen, les deux sortes d'inclusions se trouvent aussi dans les cellules grasses mais les cristalloïdes y sont plus abondants (fig. XI A).

La forme de corps cristalloïdes est, maintenant, encore plus nette qu'elle ne l'était chez la larve. Ils prennent un peu plus fortement l'éosine et ne sont jamais colorés par l'hématéine.

Parmi les granulations arrondies, on en trouve, assez fréquemment, qui présentent une teinte violacée (hématéine).

1. CUÉNOT (1891) décrit dans le sang d'un *Cossus ligniperda* des amibocytes contenant des corps incolores réfringents de forme cristalline. Il s'agit là des cristaux protéiques incrustés d'une matière minérale et de l'acide urique.

Corps gras chez l'imago

Vers la fin de la vie nymphale, la graisse réapparaît dans les cellules adipeuses (fig. XII, fig. XIII *b*), mais beaucoup d'entre elles, chez la femelle, à l'éclosion de l'imago, contiennent encore des inclusions albuminoïdes qui

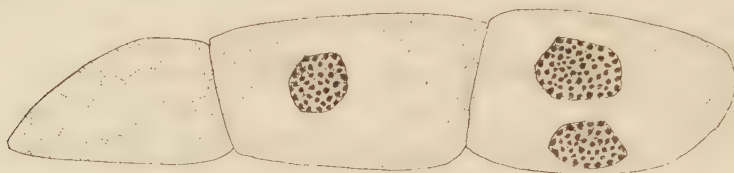


Fig. XII. Cellules adipeuses de la couche sous-hypodermique dans le thorax d'une jeune imago. $\times 1130$.

se rencontrent relativement en petit nombre dans le thorax et dans l'abdomen où elles sont logées entre les vacuoles graisseuses (fig. XXVII *A a*). Ces inclusions ont diminué de taille, elles sont très pâles, un grand nombre d'entre elles présentent la forme cristalloïde caractéristique. Chez les femelles, au voisinage de la glande génitale, les cellules présentent peu de vacuoles graisseuses et beaucoup d'inclusions éosinophiles.

Chez les mâles, les réserves albuminoïdes persistent également, mais sont moins nombreuses.

A l'état définitif, dans l'abdomen, les cellules adipeuses sont réunies par îlots et chacun de ceux-ci montre une membrane chromatophile très nette. Les limites cellulaires sont distinctes. Certaines cellules restent isolées. Ces dernières entrent dans le corps gras périphérique en rapport intime avec les œnocytes qui se moulent à leur surface (fig. XXVII *A*).



Fig. XIII. *a*. Amas adipeux dont les éléments ont résorbé leurs inclusions grasses et albuminoïdes, jeune imago; *b*. Cellule adipeuse flottant dans la cavité générale. $\times 1130$.

Dans le thorax, certaines cellules et plus spécialement celles qui se trouvent au-dessous de l'hypoderme, conservent leur grande taille et se réunissent en nappes à une assise cellulaire (fig. XII). D'autres en se rapetissant et en s'aplatissant beaucoup s'alignent entre les faisceaux musculaires. On rencontre également des cellules isolées (fig. XIII *b*). Celles-ci,

comme les éléments terminaux des nappes unicellulaires (fig. XII), présentent souvent des prolongements amiboïdes.

D'autres encore, après avoir complètement résorbé leurs réserves albuminoïdes et graisseuses, forment des syncytiums à cytoplasme chromatophile présentant un fin réseau à noyaux petits et très rapprochés ; certains de ces derniers sont en chromatolyse (fig. XIII a).

En comparant les figures XII et XIII dessinées au même grossissement, on peut se rendre compte des différences de dimensions que présentent ces éléments dans le même animal.

Corps gras entourant le testicule

Je remarquerai encore que, chez la larve immobilisée, on distingue autour du testicule un tissu ayant un aspect tout à fait spécial (fig. XI B).

Les limites cellulaires tantôt existent, tantôt ne sont pas visibles. Je n'ai jamais rencontré dans ces cellules de traces d'inclusion adipeuse.

Les éléments sont complètement bourrés d'inclusions cristalloïdes qui m'ont paru présenter ici une affinité plus prononcée qu'ailleurs pour les colorants éosinophiles.

Ce corps gras ne se modifie pas beaucoup durant la nymphose. Chez l'imago, les cellules sont remplies par les corps cristalloïdes, ceux-ci sont peut-être seulement un peu moins réguliers. Dans le cytoplasme ne se dessine aucune vacuole.

Expulsion de produits de dégénérescence et rôle phagocytaire de cellules grasses

Les cellules adipeuses présentent un phénomène particulier qui commence chez les larves au repos et se poursuit pendant la nymphose. On voit apparaître dans les noyaux de certaines de ces cellules des granulations volumineuses (fig. XIV, XV a). Il y en a souvent de semblables en dehors du noyau (fig. XIV, XV b); elles présentent alors autour d'elles une zone de cytoplasme chromatophile. Les figures XIV et XV nous montrent ces différents aspects. On pourrait les interpréter de la façon suivante : à un certain moment, il se forme au sein du noyau une ou plusieurs granulations plus grandes que les autres et qui semblent être dues à la réunion de plusieurs d'entre elles. A l'intérieur de ces formations, on voit parfois des taches claires (fig. XIV), qui doivent être regardées comme provenant de la fusion incomplète d'anciennes petites granulations. Les boules gagnent

la périphérie des noyaux (*a*), puis sont expulsées dans le cytoplasme (*b*) et s'y entourent aussitôt d'un peu de protoplasme chromatophile. A partir de ce moment, ces corps restent isolés ou bien se groupent. On peut en

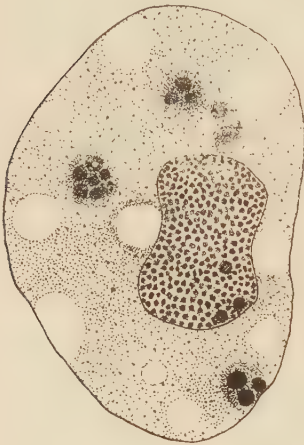


FIG. XIV. Cellule adipeuse contenant des boules chromatiques dans le noyau et dans le cytoplasme. Nym-
phe de quatre jours. $\times 1700$.

trouver dans une même cellule plusieurs à des stades différents de condensation, tandis que, dans le noyau, de nouvelles boules continuent à se former (fig. XIV, XV *c*).

Une boule chromatique après son expulsion du noyau reste quelque temps au voisinage de celui-ci, puis s'en éloigne et arrive jusqu'au bord de la cellule (fig. XIV); elle est enfin rejetée dans la cavité générale et englobée par un leucocyte.

En effet, de nombreux phagocytes circulent parmi les cellules grasses et certaines de leurs inclusions peuvent avoir leur origine dans les boules émises par les éléments adipeux.

Mais il est également possible que ces boules de dégénérescence soient digérées à l'intérieur même de la cellule adipeuse. En effet, l'hématéine n'agit pas de la même façon sur toutes les granulations chromatiques et il est probable que cette différence de teinte est en rapport avec les différents stades de leur résorption.



FIG. XV. *a, b, c*, cellules adipeuses contenant des boules de petits corpuscules chromatophiles de dégénérescence ; *d*, Cellule adipeuse ayant englobé un amas d'une substance dégénérée. $\times 1000$. (Explication dans le texte.)

Dans ce cas, on pourrait admettre que la substance qui provient de cette digestion abandonne sous forme soluble la cellule.

J'ai eu l'occasion d'observer, rarement il est vrai, dans certaines cellules adipeuses, des amas chromatiques qui, vu leur dimension énorme, ne

pouvaient provenir du noyau de la cellule même. La figure xv d nous en montre un exemple.

Dans ce cas, on ne peut considérer l'amas intracellulaire que comme venant de l'extérieur et incorporé par la cellule.

En présence de ce fait, on peut se demander si toutes les boules chromatiques rencontrées dans les cellules adipeuses ne sont pas dues à un englobement des débris chromatolysés. Je ne pense pas qu'il faille généraliser tellement la propriété phagocytaire des éléments adipeux. Le fait que l'on rencontre au sein même du noyau des boules chromatiques semblables à celles qui se voient dans le cytoplasme permet de supposer qu'il s'agit d'une « épuration » (Cf. CH. PÉREZ). Un phénomène analogue s'observe dans d'autres tissus de *Hyponomeuta* (voir hypoderme, intestin moyen); on peut donc concevoir qu'il puisse se produire ici également.

Un fait d'un autre ordre vient à l'appui de la théorie de l'épuration chromatique¹.

Les cellules contenant les petits corps chromatiques ne sont pas exclusivement localisées au voisinage d'un organe en chromatolyse. Au contraire, on les trouve dispersées parmi d'autres cellules et même assez éloignées les unes des autres. Ceci est surtout manifeste pour les larves au repos chez lesquelles la destruction des différents tissus est encore peu avancée. A ce stade, j'ai rencontré des cellules à boules en des points où malgré des recherches minutieuses je ne pouvais observer de débris en chromatolyse.

Les boules contenues dans les cellules adipeuses ne pouvaient non plus provenir de l'hypoderme dont ces cellules étaient également éloignées. Pour interpréter ces corpuscules comme dus à un englobement, il faudrait admettre que les cellules grasses possèdent de grandes propriétés migratrices et qu'après avoir, en certains points du corps de l'animal, accaparé des produits de dégénérescence, elles se disperseraient dans tout l'organisme où on les retrouve par l'examen des coupes à différents niveaux. Or, les éléments adipeux bien mobiles ne le sont cependant pas à ce point

1. HOLLANDE (1914) dit.... HUFNAGEL (1911) dans sa note sur le tissu adipeux de *Hyponomeuta pedell*, a encore mentionné que la cellule adipeuse présentait à un moment donné une élimination de chromatine nucléaire dans le protoplasme, constituant « une épuration chromatique », suivant l'expression de l'auteur. Je n'ai pu observer de semblables phénomènes chez *Vanessa Io* et *Urticae*. Aussi je ne puis me baser sur une telle émission de chromatine pour émettre l'hypothèse que les substances chromatinoides du protoplasme en puissent dériver.

En réalité, les boules chromatiques que j'ai rencontrées dans les cellules grasses chez *Hyponomeuta* n'ont rien de commun avec les substances chromatinoides dont parle Hollande. Chez les *Vanessa*, ce sont des gouttelettes albuminoïdes qui « d'abord faiblement basophiles le deviennent fortement au fur et à mesure qu'elles grossissent et s'éloignent du noyau ». Chez *Hyponomeuta*, ce sont des produits de dégénérescence.

et ne peuvent l'être vu le ralentissement du courant sanguin à ce moment. D'autre part, supposer, comme le fait ENRIQUEZ¹, que les phagocytes se débarrassent de leurs inclusions au profit des cellules grasses ne me semble pas plus admissible.

En résumé, je pense donc que chez *Hyponomeuta* il s'agit parfois d'un englobement, parfois d'une émission par la cellule d'une partie de sa substance.

Lorsqu'on rencontre une ou plusieurs boules dans le noyau même, on peut dire qu'il s'agit d'une épuration ; lorsque la masse des inclusions

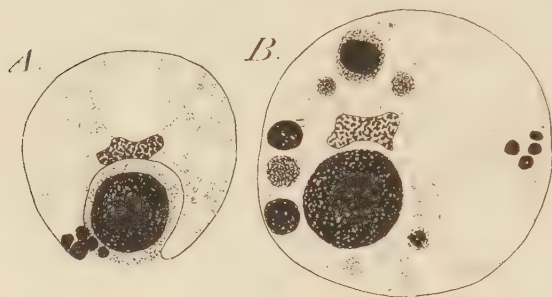


FIG. XVI. A, cellule adipeuse en train d'absorber une boule de dégénérescence provenant de la glande de la soie; B, cellule adipeuse ayant englobé des produits de dégénérescence de la glande séricigène; Nymphé de *Gracilaria Syringella*. $\times 1120$.

chromatiques est aussi grande ou plus grande que le noyau, on peut spécifier qu'il y a phagocytose ; dans ces deux cas extrêmes, les aspects sont assez caractéristiques pour que l'on attribue le phénomène avec certitude à l'un ou à l'autre de ces deux processus. Dans les cas intermédiaires, lorsqu'on

ne rencontre pas de boules dans le noyau et lorsque les inclusions chromatiques contenues dans la cellule sont de petite dimension, la distinction entre les deux processus est parfois très difficile à établir.

Chez *Gracilaria syringella*, d'après mes observations, le rôle phagocytaire des cellules adipeuses est beaucoup plus net que chez *Hyponomeuta* et ne permet aucun doute. J'ai rencontré, au voisinage de la glande de la soie en destruction, de très nombreuses cellules grasses bourrées de boules énormes de dégénérescence ou en train de les englober. La figure XVI nous présente ces deux aspects. Ici la localisation de ces éléments au voisinage de l'organe en chromatolyse, et l'aspect des produits absorbés ne laissent

1. Suivant ENRIQUEZ (1901) les cellules grasses des Mouches (*Calliphora*, *Sarcophaga*, *Piophilæ*) englobent les sarcolytes abandonnés par les phagocytes. Ces résultats n'ont pas été confirmés par CH. PÉREZ (1910) chez *Calliphora*.

aucun doute sur leur provenance. Il s'agit là d'une phagocytose dans le vrai sens de ce mot¹.

Le rôle phagocytaire des aliments adipeux a été constaté chez deux autres insectes. POYARKOFF (1911) a trouvé chez la Galéruque des cellules adipeuses absorbant des débris de différents tissus histolysés tels que muscles, tubes de Malpighi, glandes salivaires. Elles englobent également des œnocytes et quelques cellules à sphérules.

CH. PÉREZ a observé chez *Phytonomus* (communication verbale) les cellules grasses intervenant dans la phagocytose des éléments larvaires.

Ressemblance entre les cellules adipeuses et les éléments sanguins

Chez la larve immobilisée comme chez la jeune chrysalide, de très nombreux leucocytes circulent entre les cellules adipeuses. Pendant la nymphose, un certain nombre de ces dernières, après avoir résorbé leurs réserves, arrivent à diminuer de taille dans une proportion considérable; leur noyau en même temps devient plus petit. D'autre part, les phagocytes leucocytaires se chargent d'inclusions diverses, grossissent d'une façon considérable. De tout cela, il résulte une ressemblance qui rend parfois impossible l'attribution certaine des éléments que l'on observe, soit aux cellules grasses, soit aux leucocytes.

C'est à ce moment que l'on rencontre en grand nombre de ces cellules particulières que j'ai décrites à propos des éléments sanguins (fig. 111); elles sont reconnaissables à leur immense vacuole et à leur noyau périphérique. Vu leur aspect, on pourrait les confondre avec certaines cellules adipeuses dont les vacuoles graisseuses ont conflué.

MAYER a observé des corpuscules semblables chez *Samia cecropia* et *Vanessa antiopa*. Ne trouvant pas de cellules grasses proprement dites (true fat cells) dans l'haémolymphe, il pense que ces corpuscules vacuolaires transitoires correspondent au tissu adipeux de SEMPER.

HOLLANDE, qui a étudié ces mêmes éléments chez *Hyponomeuta evonymellus*, ne sait pas ce qu'ils deviennent après la nymphose; il dit seulement que les cellules du tissu adipeux de l'imago ressemblent à des leucocytes granuleux dont le volume aurait augmenté.

Je ne crois pas que chez *Hyponomeuta padella*, ces leucocytes particuliers donnent le corps adipeux de l'imago. Pour l'admettre, il faudrait

1. VANEY considère dans sa première note les éléments adipeux chez *Culex*, *Simula*, *Chironomus* comme des phagocytes. Dans son travail définitif, l'auteur nie la propriété phagocytaire de ces cellules.

supposer que ces globules à inclusion grasse ne sont autre chose que des cellules adipeuses modifiées et qui évolueraient de cette manière vers leur structure définitive. Je ne le pense pas.

Si ces leucocytes devaient se transformer en des cellules grasses du Papillon, que deviendrait tout cet immense corps adipeux si développé chez la larve et que l'on rencontre encore chez la nymphe en même temps que ces corpuscules énigmatiques.

Nous avons vu, précédemment, que ce sont les cellules grasses larvaires persistantes qui donnent le corps gras définitif. Il est probable que les leucocytes à inclusion grasse après avoir rempli leur rôle nutritif dans l'édification des tissus imaginaires, disparaissent de la même manière qu'un grand nombre d'autres globules blancs.

Phagocytose probable de quelques cellules grasses

On constate chez l'imago une diminution en nombre des cellules grasses. Comment peut-on l'expliquer ?

J'ai rencontré chez les individus, au cours de la métamorphose, des aspects qui permettent d'envisager une phagocytose probable de certains de ces éléments.

On trouve chez les larves au repos et chez les nymphes, au contact de certaines cellules adipeuses, des leucocytes en grand nombre. J'en ai compté sur une coupe huit et même plus cernant une seule cellule qui à ce moment est apparemment encore en bon état et contient des inclusions grasses et albuminoïdes¹. Bien qu'assez souvent j'aie observé ce phénomène, je n'ai jamais pu voir la pénétration d'un ou de plusieurs phagocytes dans la cellule adipeuse.

D'autre part, parmi les éléments gras, on trouve de semblables agglomérations de phagocytes et de leucocytes sans trace dans leur groupement de cellules adipeuses. Il est possible que ce soit un stade plus avancé du phénomène que nous avons décrit précédemment. La cellule adipeuse aurait disparu incorporée par les globules blancs.

1. Du seul fait qu'une cellule adipeuse contient des réserves grasses et albuminoïdes, on ne peut conclure qu'elle est tout à fait normale. Ces inclusions, en effet, ne font plus partie de la cellule même, elles lui sont pour ainsi dire étrangères, elles peuvent donc subsister. tandis qu'elle a subi certaines modifications non perceptibles à nos yeux. D'ailleurs, les modifications si infimes qu'elles soient, peuvent suffire pour changer l'état chimique de la cellule et déterminer l'appel des leucocytes.

Les belles expériences de PFEFFER nous ont révélé jusqu'à quel point est poussée la sensibilité de la cellule. Il a constaté l'existence du chimiotactisme des Fougères à l'égard de l'acide malique et a pu observer que les anthérozoïdes manifesteraient encore leur tactisme envers une solution d'acide malique à un cent millième.

Résumé

La différenciation des éléments adipeux et des leucocytes au dépens des mêmes éléments mésenchymateux se poursuit jusqu'à un stade avancé de la vie larvaire.

Au moment des mues, les cellules adipeuses se multiplient par voie caryocinétique. Toute prolifération cesse après la dernière mue larvaire.

Durant la vie de la larve, les cellules accumulent des réserves grasses; au début de la métamorphose, elles se chargent d'inclusions albuminoïdes.

La plupart des cellules adipeuses passent de la larve à l'imago. Elles sont en général associées chez la chenille et le papillon, tandis que chez la chrysalide le tissu est disloqué par la libération d'un grand nombre d'entre elles.

Pendant la métamorphose, quelques-unes d'entre elles subissent une épuration en rejetant des produits de dégénérescence.

Il est probable que quelques cellules grasses disparaissent par phagocytose leucocytaire.

Les cellules adipeuses peuvent jouer le rôle de phagocytes.

CENOCYTES

C'est WIELOWIEJSKI (1886), le premier, qui a attiré l'attention sur l'existence des œnocytes chez les différents Insectes

Depuis, un grand nombre de travaux ont été consacrés à l'étude de ces éléments.

La question de la provenance des œnocytes imaginaires a donné lieu à de nombreuses recherches.

L'origine hypodermique des œnocytes imaginaires a été constatée chez l'Abeille (KOSCHEVNIKOW 1900), chez *Rhodies rosae* L. (RÖSSIG 1904), *Torymus nigricornis* Boh. (WEISSENBERG 1907), *Polistes* (PÉREZ 1911).

D'autre part, chez *Lasius flavus* (KARAWAIEW 1898), chez *Formica rufa* (1903), *Galerucella luteola* (POYARKOFF), les œnocytes imaginaires sont formés aux dépens des œnocytes larvaires.

Les Mouches (PÉREZ 1910) se rangent dans une catégorie spéciale. Les œnocytes larvaires disparaissent et les œnocytes imaginaires n'ont aucun rapport avec eux. Ils sont formés par des cellules embryonnaires, situées sous l'hypoderme.

TICHOMIROV (1882), BISSON et VÉRON (1891), VÉRON (1892) (1911),

STENDELL (1911), POSPIELOW (1911) se sont occupés plus spécialement des œnocytes des Lépidoptères.

TICHOMIROV considère les œnocytes chez *Bombyx mori* comme des glandes.

VERSON et BISSEON distinguent chez le ver à soie des glandes hypostigmatiques et épigastriques¹. VERNON appelle ces dernières « glandes postlarvaires » dans son travail le plus récent. Ces deux formations sont indépendantes les unes des autres.

Les glandes hypostigmatiques d'origine hypodermique sont différenciées déjà chez l'embryon. Elles persistent à l'état définitif sans augmenter en nombre ; elles se sont seulement accrues en volume. Leurs noyaux sont souvent ramifiés, leur forme et leur volume varient avec le fonctionnement de la cellule.

Les glandes postlarvaires d'origine également hypodermique se rencontrent chez les nymphes. Elles se multiplient par voie directe. Elles sont également sécrétrices. Leur noyau garde toujours une forme arrondie.

STENDELL (étudiant *Ephestia Kuchniella* et comparativement quelques Macrolépidoptères) confirme en partie les résultats de VERNON. Les cellules épigastriques ne peuvent pas être regardées comme une deuxième génération de cellules hypostigmatiques. Les glandes larvaires atteignent le maximum de leur volume, chez la jeune nymphe. Chez les nymphes âgées, elles tombent en chromatolyse, elles ne se rencontrent plus chez l'imago. La sécrétion de ces cellules ne se présente pas d'une façon aussi régulière que le décrit VERNON.

Quant aux cellules postlarvaires, elles apparaissent chez la larve qui file son cocon, elles proviennent de l'hypoderme comme l'a décrit WEISSENBERG.

D'après POSPIELOW, chez *Ocneria dispar* et *Vanessa polychloros*, les œnocytes larvaires bourgeonnent au moment des mues et pendant la nymphose de petits amœbocytes granuleux par un processus analogue à celui que CH. PÉREZ a révélé chez *Formica rufa*. En même temps, les œnocytes viennent se placer sous l'hypoderme et là se multiplient par voie directe. Ils deviennent par leurs divisions répétées de plus en plus petits pour donner, à la fin, des leucocytes rappelant les leucocytes pro-

1. VERNON (1911) range dans la catégorie des glandes pérित्रachéales et péricardiales des cellules glandulaires de teinte vineuse qu'il homologue aux œnocytes décrits par d'autres auteurs, (« die un passend öncytengenannt wurden ».) Il me semble d'après sa description que ce sont plutôt les cellules hypostigmatiques qui correspondent aux œnocytes larvaires.

prement dits. Les œnocytes se divisant sous l'hypoderme correspondent aux cellules sous-hypodermiques de KARAWAÏEW.

Les œnocytes persistent chez les imagos des Papillons naissant avec des glandes génitales incomplètement développées.

Chez les Papillons de la famille des Bombycides, les cellules sous-hypodermiques ne se retrouvent pas chez l'Insecte ailé.

Œnocytes larvaires

Je passerai maintenant à l'étude des œnocytes chez *Hyponomeuta*. Chez la larve, les œnocytes se rencontrent dans l'abdomen dans les parties latérales de la face ventrale du corps. Sur les préparations, on en trouve de un à cinq par segment, unis entre eux par une membrane commune. Ils ne sont pas situés au contact immédiat des stigmates, mais se trouvent dans le voisinage des troncs trachéens. Souvent, dans la coupe, sur une des faces, l'œnocyte est déprimé et dans cette concavité est logée la section de la trachée.

Les œnocytes sont placés entre les nappes adipeuses superficielles et profondes, mais n'entrent en contact avec aucune d'elles.

Ces œnocytes larvaires sont d'énormes cellules mesurant 80 à 100 μ .

La forme du noyau est en rapport avec le fonctionnement de la cellule : il peut être arrondi, ovalaire, ramifié (fig. 14) ; souvent il est très allongé, de façon à occuper presque toute la longueur de la cellule (fig. XVII). Chez les jeunes larves et après fixation au sublimé acétique, le noyau se rétracte fortement et laisse un espace libre entre lui et le cytoplasme. Après fixation au formol, la chromatine remplit tout le noyau, elle est dispersée en petites granulations (fig. XVII), le nucléole est surtout visible chez les larves adultes (fig. 14).

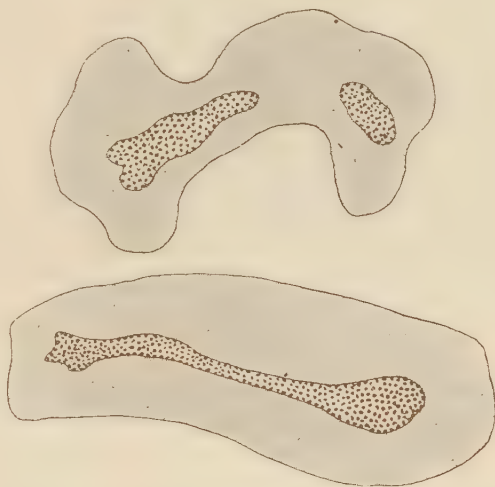


FIG. XVII. Division indirecte de l'œnocyte larvaire. Nymphe d'un jour. $\times 400$. Œnocyte chez une larve d'âge moyen. $\times 400$. Les particularités du cytoplasme ne sont pas dessinées.

Dans le cytoplasme (fig. 14) éosinophile et granulé, se distinguent de grandes vacuoles contenant des inclusions pâles ; il s'agit là de produits de sécrétion accumulés dans ces sortes de canaux.

Chez les larves immobilisées et chez les jeunes nymphes, les vacuoles sont localisées autour du noyau. Celui-ci est ramifié ou non, il est compact et contient un nucléole.

J'ai observé chez les larves jeunes ou âgées et chez les nymphes une particularité de ces œnocytes. Il m'est arrivé de voir une portion de

chromatine se détacher du noyau digité et gagner la périphérie de la cellule (fig. 14 n. b.). Une déchirure met en liberté le nouvel élément. Un même œnocyte peut libérer par ce processus plusieurs amibocytes.

Nous nous trouvons ici en présence d'un phénomène semblable à celui que CH. PÉREZ (1903) a décrit chez *Fermica rufa*. Mais, chez cette espèce, le bourgeonnement des œnocytes larvaires aboutit à la constitution des œnocytes définitifs. Chez *Hyponomeuta*, les éléments

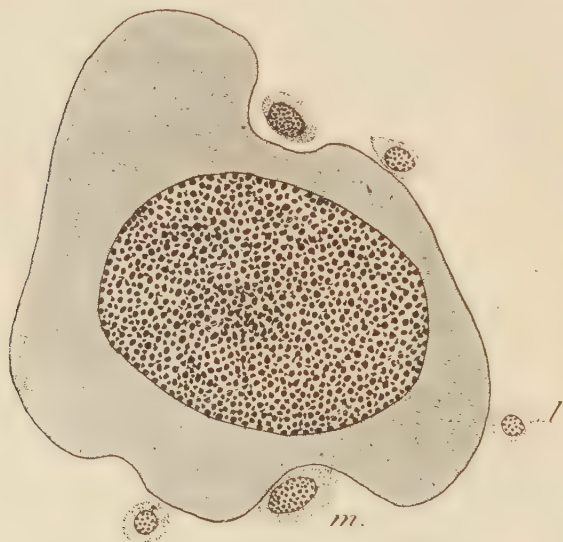


FIG. XVIII. Œnocyte larvaire chez une chenille immobilisée au début de sa métamorphose. o, œnocyte ; m, éléments provenant du bourgeonnement du noyau de l'œnocyte ; l, leucocytes. Les particularités du cytoplasme de l'œnocyte ne sont pas dessinées. $\times 800$.

issus du bourgeonnement ne se transforment pas en des œnocytes imaginaires ; ce sont ici des cellules migratrices (m. fig. XVIII). Avec ces dernières, on rencontre, au contact même des œnocytes, des leucocytes typiques (l) ; ils sont plus petits que les œnocytes migrants, leur cytoplasme contient des vacuoles caractéristiques¹.

Les œnocytes larvaires présentent le phénomène de divisions directes fréquentes. La figure XIX nous en montre un exemple chez une nymphe

1. La proximité des globules sanguins et œnocytes a été signalée aussi chez d'autres Insectes. Chez *Monodonotomerus* (BERLESE) les œnocytes sont entourés par un anneau de leucocytes. Chez *Torymus nigricornis* Boh (WEISENBERG) on rencontre presque régulièrement des amas de leucocytes au voisinage des œnocytes.

de un jour. Les deux noyaux sont déjà séparés, de nombreuses vacuoles sont apparues au sein du cytoplasme ; en se rompant elles provoqueront la scission de la cellule¹.

Quelquefois, les cellules se divisent par étranglement (fig. xvii).

Il résulte de ces multiplications répétées une diminution notable de leur taille.

Déjà chez les nymphes de quatre jours, certains œnocytes (surtout ceux qui se trouvent à l'extrémité de l'abdomen) changent d'aspect, leurs noyaux deviennent très compacts, le cytoplasme est homogène et fortement éosinophile. J'ai rencontré quelques-unes de ces cellules entourées de nombreux leucocytes.

Chez les nymphes de sept jours, la dégénérescence des œnocytes larvaires est déjà avancée. Ils présentent alors sur la coupe un aspect particulier, les fragments nucléaires occupent la périphérie de la cellule et forment ainsi une couronne à la masse cytoplasmique.

Je n'ai pas vu à ce moment de globules blancs infiltrés dans les œnocytes. Les leucocytes sont même assez rares au voisinage de ces formations en histolyse. Il m'a fallu parfois observer attentivement l'œnocyte atrophié sur plusieurs coupes avant de trouver un leucocyte à sa proximité. Au contraire, les phagocytes affluent lorsque la dislocation de la cellule est déjà très avancée. Je pense donc que la dégénérescence de ces œnocytes larvaires est spontanée et que les leucocytes n'ont ici qu'un rôle secondaire.



FIG. XIX. Division indirecte de l'œnocyte larvaire. Nymphe d'un jour. $\times 800$.

Œnocytes imaginaires

Les œnocytes imaginaires apparaissent chez *Hypnometea* pendant la dernière mue larvaire. Chez la chenille au repos, on les rencontre dans les

1. J'ai observé qu'il peut se produire simultanément dans un œnocyte la division par voie directe et le bourgeonnement de leucocytes.

segments abdominaux de deux côtés de la face ventrale immédiatement sous l'hypoderme. Certains tiennent encore à la basale de l'hypoderme, d'autres en sont séparés.

Je n'ai pas eu l'occasion d'observer le stade auquel les œnocytes imaginaires se trouvent encore à l'intérieur de l'hypoderme même; cependant, par leur situation, on ne peut douter qu'ils en proviennent.

Ce sont des cellules (fig. 16, fig. xx) mesurant à peu près 15 à 20 μ , à noyaux arrondis, dans lesquels la chromatine est répartie en granulations bien distinctes. On voit nettement un ou plusieurs nucléoles. Parfois, le noyau se montre sur la préparation comme une vésicule et la chromatine est condensée dans son centre.

Le cytoplasme est éosinophile et granuleux et enferme des vacuoles

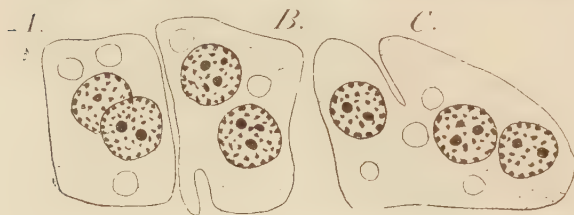


FIG. XX. Œnocytes imaginaires chez une larve immobilisée au début de sa métamorphose. $\times 750$.

contenant une substance éosinophile représentant les produits de la sécrétion de ces cellules (fig. 16).

Dès leur apparition chez la larve, les œnocytes commencent à proliférer. Je n'ai ja-

mais vu de figures me permettant de croire à une division caryocinétique. Leur multiplication a lieu par clivage (fig. xx). On rencontre fréquemment des noyaux accouplés et non encore complètement séparés.

En variant la mise au point, on voit souvent deux noyaux bien formés et superposés l'un à l'autre (fig. xx A); ils semblent se séparer ensuite par une sorte de glissement. Les noyaux qui s'isolent ainsi ont une forme arrondie, ils constituent l'élément essentiel des nouvelles cellules qui s'accroissent rapidement et recommencent à se multiplier par clivage. Souvent, la division de la cellule ne suit pas directement celle du noyau et on a ainsi des éléments à plusieurs noyaux (fig. xx).

Chez les nymphes de trois ou quatre jours, les œnocytes présentent un aspect particulier en rapport avec leur mode de sécrétion. On remarque alors dans les noyaux mêmes de très petites vacuoles (fig. xxi). Souvent aussi on voit autour des noyaux une grande zone pâle (fig. 15); dans le cytoplasme ambiant, les vacuoles sont minuscules ou manquent complètement.

Déjà à ce moment, mais surtout chez les nymphes de six et sept jours,

on peut observer un phénomène nouveau. Des fissures apparaissent dans les noyaux, qui maintenant sont digités, ils sont en voie de multiplication continue.

Nous avons vu qu'au début de la métamorphose, après chaque division, le noyau reprenait sa forme arrondie (fig. xx). Maintenant, les clivages se succèdent sans arrêt, on ne rencontre point de noyaux dont la forme soit régulière. On peut voir sur la même coupe les différents stades de cette division. La figure XXI nous en montre quelques exemples. Souvent, plusieurs nucléoles apparaissent et le noyau se clive d'emblée en autant de parties qu'il y a de nucléoles (fig. 15).

Au même stade, j'ai observé une particularité de ces œnocytes. J'ai vu dans une cellule un petit noyau qui provient certainement du bourgeonnement du noyau principal (fig. XXI A). J'ai également rencontré de ces petits éléments en dehors de la cellule (C). Il s'agit là vraisemblablement d'un phénomène analogue à celui que j'ai décrit pour les œnocytes larvaires, mais dans les œnocytes imaginaires le bourgeonnement est moins intense.

Vers le neuvième ou le dixième jour de la nymphose, les noyaux devenant ovaires acquièrent leur aspect définitif (fig. xxii A, B, fig. 17 O). Quelques-uns cependant persistent irréguliers.

A l'état imaginal, les œnocytes sont très nombreux, on en compte jusqu'à 20 sur la coupe d'un segment.

Les cellules sont isolées ou quelquefois rapprochées par deux (fig. xxii B). En général, elles ne se trouvent pas au voisinage de trachées. Un grand nombre d'entre elles gardent leur place sous l'hypoderme, d'autres entrent en relation avec les cellules adipeuses et peuvent alors présenter une très grande bizarrerie de formes.

Souvent, l'œnocyte offre une concavité dans laquelle est logée la cellule grasse. Ceci est un des aspects les plus simples. Parfois, il émet deux prolongements qui viennent s'appliquer contre la cellule adipeuse et

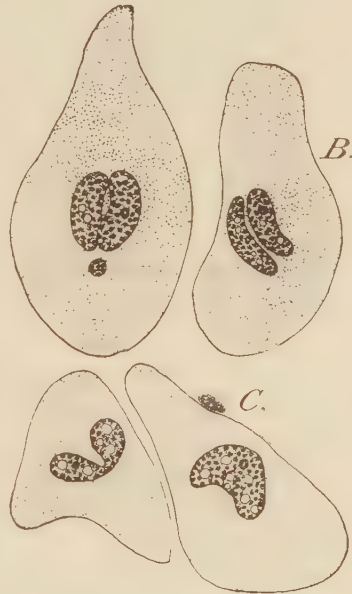


FIG. XXI. Œnocytes imaginaires chez une nymphe de sept jours; A, œnocyte dont le noyau a bourgeonné un petit élément. $\times 750$.

peuvent même en se rejoignant l'envelopper complètement (fig. 17). On le voit aussi envoyer plusieurs prolongements irréguliers vers des cellules différentes (fig. XXII). Ces quelques exemples donnent déjà une idée de la diversité d'aspects que l'on peut observer sur les préparations.

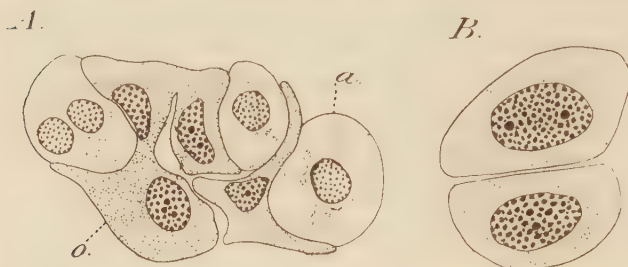


FIG. XXII A. Oenocytes envelopant des cellules adipeuses. o, oenocyte; a, cellule adipeuse. Nymphé de douze jours. $\times 700$; B, oenocytes imaginaires chez une nymphe âgée. $\times 1130$.

En résumé, chez *Hyponomeuta*, les oenocytes larvaires et imaginaires sont indépendants les uns des autres. Ils présentent néanmoins deux fonctions semblables : sécrétion et bourgeonnement des petits éléments (ce dernier fait est peu répandu dans les oenocytes imaginaires).

Je dirai encore quelques mots de certains phénomènes que j'ai observés chez une nymphe de *Lasiocampa*¹.

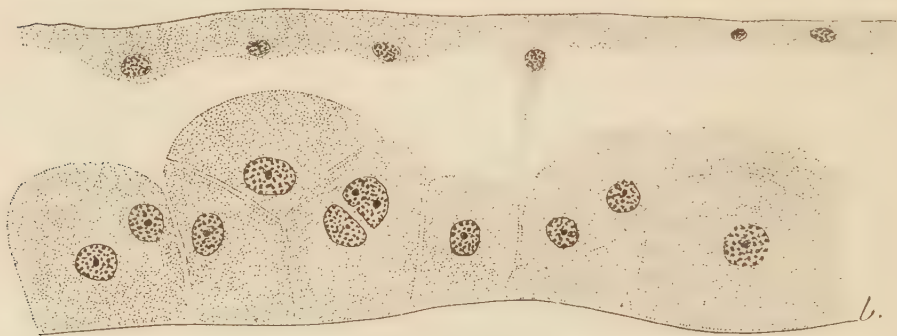


FIG. XXIII. Oenocytes chez une nymphe de *Lasiocampa*. La couche cellulaire qui se trouve dans la partie supérieure du dessin représente l'hypoderme; les éléments en train de se cliver sont des oenocytes, b, basale. $\times$ environ 800.

On trouve dans l'abdomen, à l'intérieur même de l'hypoderme, des rangées d'oenocytes, en train de se cliver (fig. XXIII). Par-ci par-là, on les voit refouler la basale et faire saillie dans la cavité du corps. On distingue alors très nettement, autour de ces éléments, la basale hypoder-

1. Les préparations de *Lasiocampa* avaient été mis à ma disposition par M. THOMPSON; je tiens à l'en remercier.

mique bien dessinée. Par endroit, celle-ci fait défaut comme si elle s'était rompue pour livrer passage à l'œnocyte.

N'ayant pu étudier qu'une nymphe seulement de *Lasiocampa*, je ne peux rien dire sur le moment où apparaissent les œnocytes dans l'hypoderme, ni sur leur évolution ultérieure. Cependant, ce que j'ai pu voir chez *Lasiocampa* me paraît assez intéressant pour le noter ici.

Dans ce dernier cas, aucun doute ne peut exister sur l'origine hypodermique des œnocytes nymphaux, qui sans doute sont en même temps imaginaires. Cette observation qui s'ajoute à celles que j'ai faites chez *Hyponomeuta* et aux résultats obtenus par VERNON et STENDELL, permet de considérer l'origine hypodermique des œnocytes nymphaux comme un fait assez général chez les Lépidoptères. Quant aux conclusions de POSPIELOW, d'après lesquelles les œnocytes définitifs proviennent, par division directe, des œnocytes larvaires, elles n'ont pas été confirmées chez d'autres Lépidoptères. J'ai déjà dit que j'ai également observé une division répétée de ces cellules qui néanmoins n'aboutit pas à la formation des éléments imaginaires¹.

LYPODERME

L'hypoderme chez *Hyponomeuta* comprend : une assise de cellules banales, les cellules des poils, les cellules formatrices des écailles (chez la nymphe), les cellules tendineuses², les glandes des mues.

On distingue, dès le plus jeune âge de la larve, les disques imaginaires des ailes et des organes génitaux externes. Je ne m'occuperai ici ni de l'origine ni de l'évolution de ces formations. L'étude en a été faite chez d'autres Lépidoptères par GONIN (1894), MERCER (1900) TANNREUTHER (1910), CHOŁODKOWSKY (1887), etc.

Hypoderme proprement dit

Chez les Diptères [KOWALEWSKY (1887), VAN REES (1889), de BRUYNE (1898), VANEY (1902), PÉREZ (1910)], l'hypoderme de la larve est phagocyté, l'hypoderme définitif se forme aux dépens des disques imaginaires.

1. Je dirai ici quelques mots des cellules péricardiales. Chez *Hyponomeuta*, j'ai eu occasion de voir une fois à l'intérieur de la cellule un petit noyau, qui m'a paru s'être détaché du noyau péricardial. Chez la larve au repos et pendant la nymphose, les cellules se multiplient par clivage, de même que les noyaux. Ce processus rappelle celui que l'on observe dans les œnocytes imaginaires. Durant la nymphose, les cellules péricardiales se présentent sous l'aspect d'éléments plurinucléés. À l'état définitif, certaines ont gardé cet aspect, d'autres se sont individualisées.

2. J'étudierai les transformations des cellules tendineuses à la fin du chapitre ayant trait aux muscles.

Chez la Guêpe, d'après ANGLAS (1901), les noyaux seuls persistent, tandis que le cytoplasme disparaît.

Chez la Galéruque (POYARKOFF, 1911), la plupart des cellules passent à l'imago en subissant un remaniement sur place. Voici ce que dit l'auteur :

« Nous voyons donc que les cellules aplaties larvaires ne deviennent pas directement les cellules aplaties de l'imago, mais qu'elles passent préalablement par un état de dédifférenciation ; elles présentent pendant ce passage une forme particulière allongée, déterminée par les conditions dans lesquelles s'accomplit ce passage ; elles prolifèrent et rejettent une partie de leurs substances, elles se trouvent constamment dans un état rajeuni analogue à un état embryonnaire. Le passage se fait donc en un seul temps, il n'y a pas d'état spécialisé nymphal. L'arrêt de la multiplication et de l'autotomie cellulaire au moment de la sécrétion de la cuticule nymphale est purement physiologique : les cellules ne peuvent pas sécréter une cuticule et subir un autre processus compliqué en même temps ¹ ».

Les transformations de l'hypoderme proprement dit n'ont pas été poursuivies jusqu'ici chez les Lépidoptères. Je vais en dire quelques mots.

L'hypoderme chez les larves actives de *Hyponomeuta* est formé par une seule couche de cellules (fig. XXVIII, XXXIII, XXXIV h). En certains points, les limites cellulaires ne sont pas bien distinctes ; ailleurs, les cellules serrées les unes contre les autres sont larges et quadrangulaires. Parfois, elles sont cylindriques et élancées. Il arrive aussi que les éléments laissent entre eux de larges espaces (fig. XXVIII). Au voisinage des glandes de mues, les cellules sont bombées au milieu et plus étroites vers la base (fig. XXXIV h) ou même à leurs deux extrémités. Au moment des mues, la basale existe toujours. Chez la chenille active, les éléments par endroits peuvent présenter la basale ou en être dépourvus.

Les noyaux sont arrondis ou ovalaires ; parmi les granulations chromatiques peu nombreuses se distingue un ou deux nucléoles. Le cytoplasme est plus chromatique que les noyaux, il est dense et homogène, parfois une petite vacuole est logée au-dessous du noyau. Les vacuoles ne sont pas constantes, je ne les ai pas vues chez la chenille en train de muer.

1. Comme le fait justement remarquer CH. PÉREZ (1911) « Cette impossibilité fût-elle établie, il resterait encore à expliquer pourquoi à un moment donné l'hypoderme s'arrête dans la voie des transformations conduisant à l'état imaginal, et sécrète une nouvelle cuticule imparfaite, au lieu de continuer à se rénover sous la protection de la cuticule larvaire. »

Le cytoplasme chromatophile est surmonté par une zone de substance très pâle et finement granuleuse (fig. XXVIII).

Cette couche est commune à toutes les cellules, elle est elle-même recouverte par une mince cuticule dentelée portant des crochets. La zone pâle n'est autre chose que la matrice de la cuticule qu'elle suit d'ailleurs en partie lorsque celle-ci est rejetée. Elle perd alors sa structure granuleuse et elle devient chromatophile.

La métamorphose débute peu après la dernière mue larvaire. Les éléments hypodermiques se sont étirés. Les noyaux se multiplient d'une manière intense (fig. XXIV). Pour se diviser, la cellule s'agrandit, s'arrondit et vient se placer immédiatement au-dessous de la cuticule (fig. XXV c, XXXI c). Elle la repousse vers l'extérieur et souvent semble faire saillie en dehors de l'hypoderme. Un examen attentif de la préparation montre cependant qu'il n'y a pas eu déchirure de la membrane chitineuse. Celle-ci étant seulement très fine, son contour se distingue à peine de celui de la cellule qu'elle recouvre cependant. Les caryocinèses se rencontrent dans les différentes régions

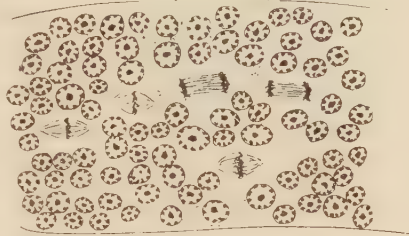


FIG. XXIV. Hypoderme du tendon chez une nymphe d'un jour. $\times 1000$.



FIG. XXV. Portion de l'hypoderme thoracique chez une nymphe de trois jours. c, karyokinèse; d, boule de dégénérescence; l, phagocytes.

de la tête et du thorax, dans les disques imaginaux, dans les tendons, à la base des pattes¹, des antennes, etc. Dans ces aires de multiplication, les noyaux sont petits et très serrés, ils sont disposés à des niveaux différents (fig. XXIV, XXV).

Dans l'abdomen, les figures caryocinétiques se rencontrent, mais sont beaucoup plus rares que dans le thorax. On les trouve dans l'épithélium aplati (fig. XXXI) ou élevé.

En même temps que les figures caryocinétiques, un autre processus peut s'observer. Il s'agit là d'émission par les éléments d'une portion de leur substance. On rencontre fréquemment dans l'épithélium, près de sa

1. Chez *Pieris*, d'après les observations de GONIN (.89.) la prolifération des éléments a également lieu à la base de pattes. Chez la Galéruque de l'Orme, POYARKOFF (1910) a trouvé que la patte larvaire se transforme entièrement en patte de l'imago.

base, des granules chromatiques entourés le plus souvent d'un peu de cytoplasme chromatophile (fig. xxv, xxx, xxxi a). Ces corpuscules sont de taille différente, mais généralement arrondis ; ils peuvent contenir une ou plusieurs granulations. Celles-ci peuvent rester isolées ou se fusionner entre elles et former un seul gros amas.

Il n'y a pas de doute que ces granules chromatiques ne soient émis par les noyaux ; arrivés dans le cytoplasme, ils individualisent autour d'eux un peu de cette substance. Là où ces boules se rencontrent, les noyaux sont le plus souvent nombreux, petits et denses, ils tranchent à peine sur le fond également chromatophile du cytoplasme ; il est donc difficile de suivre, dès son début, le processus de cette expulsion. On peut simplement constater leur présence hors du noyau. En rapprochant ces faits de ceux que CH. PÉREZ a observés dans les papilles rectales de *Calliphora*, je considère avec cet auteur le processus d'élimination par une cellule d'une partie de leur substance, comme réalisant l'épuration de cette cellule.

POYARKOFF a décrit quelque chose d'analogue dans l'hypoderme de la Galéruque de l'Orme. Il a pu voir, à un moment donné, la formation de ces corpuscules dans le sein même du noyau.

Les boules se trouvent généralement à l'intérieur même de l'hypoderme sérié (fig. xxv d), mais on les observe également dans les espaces intercellulaires de l'hypoderme aplati (fig. xxxi)¹. Ces corps sont chez *Hyponomeuta* rejetés dans la cavité générale et englobés par les phagocytes. Ces derniers, bourrés d'inclusions, abondent à ce moment au voisinage de l'hypoderme (fig. 18 sg). Mais il arrive aussi de rencontrer, à l'intérieur même de l'hypoderme, des leucocytes (fig. xxv i)¹ ; les boules de dégénérescence sont alors englobées sur place.

Vers la fin du repos de la larve, la prolifération devient très peu intense et s'arrête à la fin.

Les phénomènes d'épuration se manifestent un peu plus longtemps, mais cesseront aussi bientôt.

La cuticule nymphale se forme. Les cellules offrent des aspects très variés.

Elles sont généralement allongées (fig. xxvi), du moins dans le thorax. A côté des cellules cylindriques, on en voit d'autres en forme d'ampoules (fig. xxix).

1. La figure xxv se rapporte à l'hypoderme d'une chrysalide, mais peut également s'appliquer à celle d'une larve immobilisée.

Les cellules présentent souvent une extrémité effilée qui les réunit à la basale (fig. xxvi). Sur les préparations, on peut voir se rompre ce mince prolongement. Le noyau est généralement logé dans la partie la plus large de la cellule.

Dans les nombreux plis que présente l'hypoderme, un certain nombre des cellules s'irradient vers la basale, ce qui leur donne un aspect d'éventail.

Dans l'abdomen, les cellules sont aplaties ou allongées, mais, dans ce dernier cas, elles le sont toujours moins que dans le thorax.

Les noyaux sont souvent situés au-dessous de la cuticule, mais de place en place des prolongements cytoplasmiques réunissent ces cellules à la basale (fig. xxvii).

La mue nymphale intervient. De nouvelles caryocinèses (fig. xxiv) et une nouvelle émission des boules ont lieu ; ce dernier phénomène est même plus répandu que chez la larve immobilisée et il atteint son maximum d'intensité le troisième jour après la mue (fig. xxv, xxxi). C'est alors aussi que j'ai rencontré de nombreux produits de dégénérescence dans l'hypoderme des ailes déjà formés en ce moment.

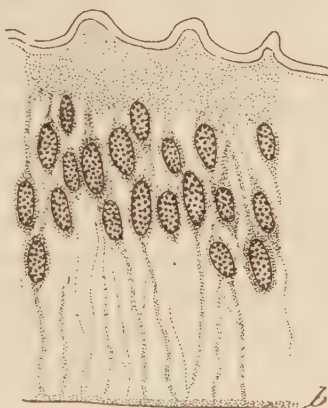


FIG. xxvi. Quelques éléments hypodermiques de la face dorsale du thorax, larve prête à se nymphoser. $\times 1000$.



FIG. xxvii. Éléments hypodermiques de la face dorsale de l'abdomen, larve immobilisée. $\times 1000$.

Précisons que chez la larve de *Hyponomeuta*, les éléments qui donneront les ailes se multiplient seulement. Chez la nymphe, ils rejettent une

partie de leur substance non utilisable dans l'édification définitive.

Dans le thorax et dans l'abdomen, la taille de certaines boules chromatiques permet de supposer qu'il s'agit de la chromatolyse de noyaux entiers.

On trouve parfois des plages entières parsemées de minuscules granulations chromatiques et éosinophiles. Il est probable que dans ce cas une ou plusieurs cellules disparaissent entièrement.

Chez une nymphe de cinq jours, les figures caryocinétiques et les

boules de dégénérescence se font rares, on ne les rencontre presque plus chez une nymphe de sept jours. Alors la cuticule imaginale est déjà nette. Durant la nymphose, l'épithélium va en s'aplatissant; vers la septième journée, il présente son aspect définitif¹.

En résumant mes observations j'ai pu dire que chez *Hyponomeuta* l'évolution de l'hypoderme se fait en deux temps : 1^o chez la larve au début de la métamorphose, 2^o chez la nymphe. Pendant les deux périodes certaines cellules rejettent une partie de leur substance et prolifèrent. Je pense pouvoir considérer la phase de repos intercalée entre les deux phases d'activité comme correspondant à l'état nymphal. Par suite de l'expulsion d'une partie de leur substance, la structure intime des éléments hypodermiques de la nymphe ne correspond pas à celle de la larve, celle de l'imago ne correspond pas à celle de la nymphe ni de la larve.

Cellules des poils

Les poils sont nombreux dans le thorax et dans l'abdomen de la chenille de *Hyponomeuta*. Les cellules qui les forment sont de taille différente, leur dimension est en rapport avec les poils auxquels elles donnent naissance. Chaque élément formateur est constitué par deux cellules dont l'une, plus petite, présente une légère concavité dans laquelle vient se loger une partie de la grande cellule (fig. XXVIII). Souvent, sur la coupe, on ne voit pas de cloisons cellulaires et les éléments semblent être formés par un complexe à deux noyaux.

La grande cellule trichogène (*t*) envoie vers l'extérieur un prolongement cylindrique et constitue ainsi le poil. La petite cellule compagne (*c*) forme le bourrelet circulaire de la thèque. On peut s'en rendre compte en examinant cet élément en coupe rasante. On voit alors la petite cellule entourer en partie la cellule trichogène, elle est elle-même surmontée par le bourrelet chitineux².

Les cellules de poils de *Hyponomeuta* rappellent par leur aspect les mêmes formations décrites par HOLMGREEN (1896) chez *Acronycta Alni* Lin. Suivant HOLMGREEN, ces éléments jouent, en même temps que le rôle formateur des poils, celui de glandes.

1. La métamorphose de l'hypoderme de *Hyponomeuta* présente certaines analogies avec celles de la Galéruque (POYARKOFF). Dans les deux cas les éléments subissent une épuration et prolifèrent.

2. Chez les chenilles d'*Oenaria* (PLOTNIKOW, 1964) la cellule de la thèque entoure en anneau la partie supérieure de la cellule trichogène. Chez l'*Hyponomeuta* les deux cellules se trouvent sur le même niveau. La cellule de la thèque est intimement appliquée contre la cellule trichogène et elle l'entoure en partie seulement.

J'ai pu le confirmer chez *Hyponomeuta*. En effet, dans la cellule trichogène, le cytoplasme éosinophile contient des vacuoles de sécrétion : il est possible que leur produit, de même que celui des glandes de VERNON, facilite la mue cuticulaire. Le noyau est grand, les granulations chromatiques ne sont pas très serrées, il y a un nucléole avec son nucléolule (fig. xxviii t).

Dans la cellule compagne, le noyau est plus petit et un peu plus dense

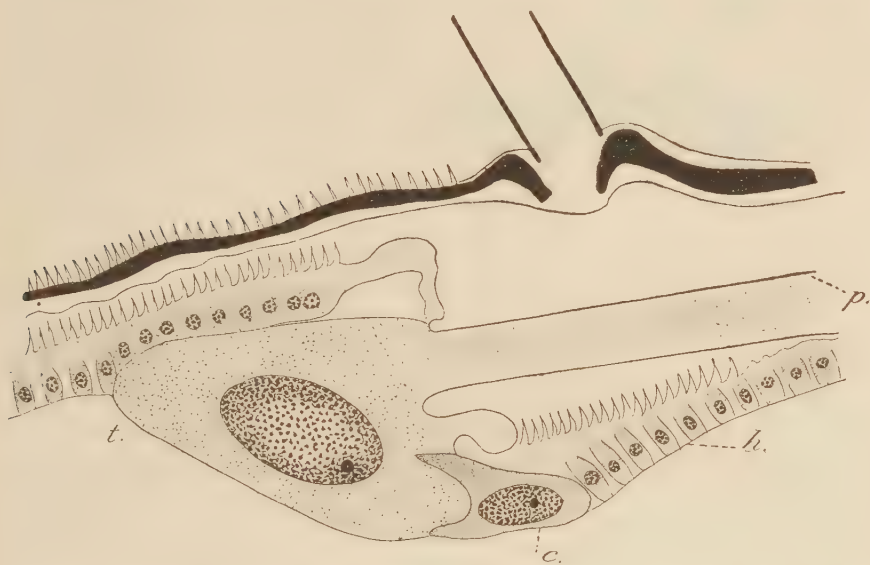


FIG. XXVIII. Portion de l'hypoderme *h* chez une jeune larve en train de muer. *a*, ancienne cuticule ; *n*, cuticule nouvellement formée ; *p*, couche de cytoplasme commune à toutes les cellules ; *r*, couche de cytoplasme expulsé en même temps que la cuticule ; *t*, cellule trichogène ; *c*, cellule compagne ; *p*, poil. $\times 700$.

(fig. xxviii c), le cytoplasme est chromatophile et homogène, il est toujours exempt de vacuoles.

Lorsque, au moment des mues, la cuticule ancienne est repoussée par celle nouvellement formée, le poil s'en va aussi, les cellules qui l'ont formé persistent entièrement, elles reconstituent un autre phanère. La figure xxviii nous montre la cuticule de la mue précédente non encore rejetée, tandis que le nouveau poil est déjà formé. Pendant la mue nymphale, les cellules ne reconstituent plus de poil. Elles se contractent, leurs noyaux deviennent très compacts. Déjà chez la larve immobilisée, au début de sa métamorphose, on rencontre dans l'hypoderme thoracique et abdominal de gros amas chromatiques entourés d'une portion de cytoplasme et

disposés par deux (fig. XXIX) ; ils correspondent à l'ensemble de la cellule trichogène et de la cellule de la thèque. Certaines de ces formations disparaissent déjà chez la larve immobilisée, d'autres se voient encore chez la jeune chrysalide. Ils se fragmentent à la fin et alors tombent dans la cavité générale où ils deviendront la proie des phagocytes.

Il m'est arrivé d'observer, à l'intérieur même de l'hypoderme et au

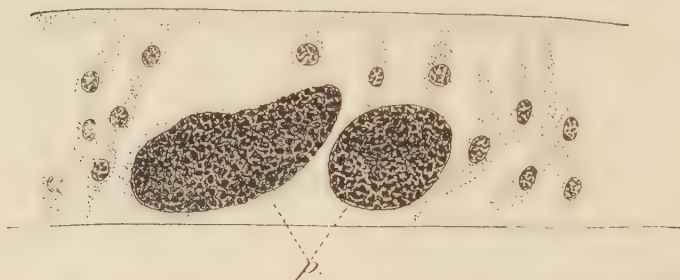


FIG. XXIX. Dégénérescence des cellules formatrices de poils. *p*, cellules formatrices atrophées ; *h*, cellules hypodermiques. Larve immobilisée depuis quelques jours. $\times 1000$.

contact de ces éléments atrophés, des leucocytes, mais ceux-ci n'étaient jamais très nombreux.

Si la plupart de ces complexes cellulaires dispa-

raissent, il y en a cependant quelques-uns parmi les plus petits qui persistent et donnent les poils de la nymphe ; ils dégénèrent chez la chrysalide âgée. Les poils imaginaires sont formés par les cellules hypodermiques ordinaires.

Ecailles

Tandis que, chez la jeune nymphe, les éléments hypodermiques rejettent une partie de leur substance et se multiplient, certains d'entre eux commencent à se modifier. On peut bien observer ce phénomène dans l'épithélium de la tête et dans celui des segments thoraciques.

Les cellules s'accroissent beaucoup, se renflent du côté de la basale à laquelle elles sont réunies par un mince prolongement cytoplasmique (fig. xxx). Celui-ci se rompt fréquemment, la cellule prend alors l'aspect d'une bouteille dont le goulot est dirigé vers la cuticule. Le noyau qui s'est beaucoup accru est situé dans la portion renflée de la cellule (*e*). Sa chromatine sous forme de grosses granulations est surtout dispersée à sa périphérie. Un nucléole se trouve au centre. Le cytoplasme contient une ou plusieurs vacuoles au-dessous du noyau ; il est très dense et chromatophile. Ce

sont les « Bildungszellen » de SEMPER¹, les cellules formatrices des écailles.

Au deuxième jour après la mue nymphale, on voit ces cellules envoyer vers l'extérieur un prolongement cytoplasmique pâle qui repousse la cuticule et s'en coiffe. C'est ce prolongement qui constitue l'écaille (fig. xxx, 1).

Les noyaux hypodermiques (*N*) proprement dits sont serrés dans les intervalles des cellules formatrices et le deviennent davantage au niveau même de celles-ci; on les rencontre toujours à la naissance de l'écaille et même à l'intérieur de la cellule formatrice.

Remarquons que les noyaux (*n*) qui sont ainsi en relation avec l'écaille sont souvent un peu plus petits que leurs voisins. Leur situation n'est pas due à un pur hasard, car on les retrouve à tous les stades et dans toutes les coupes.

Sur la face ventrale de l'abdomen, on voit également certains noyaux s'accroître beaucoup et changer de structure. Ils (*l*) se rencontrent alors vers la base de la cellule, tandis que les noyaux hypodermiques proprement dits sont localisés sous la cuticule (fig. xxxi). La figure xxx, 2 provient du même individu, mais peut, il me semble, être interprété comme un stade postérieur. De même que dans le

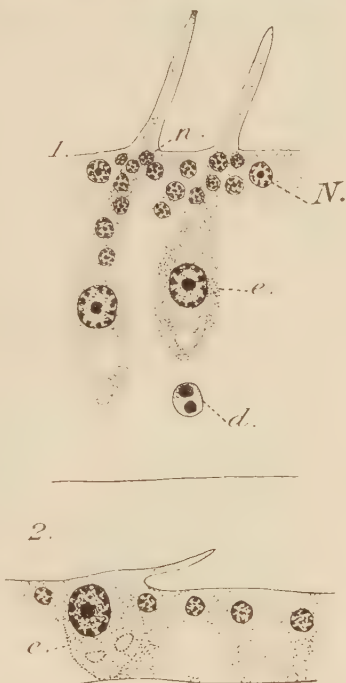


FIG. XXX. 1. Portion de l'hypoderme céphalique d'une nymphe de trois jours. *N*, gros noyaux hypodermiques; *n*, petits noyaux hypodermiques; *e*, cellule formatrices d'écaille; *d*, boule de dégénérescence. — 2. Portion de l'hypoderme abdominal d'une nymphe de trois jours. *e*, cellule formatrice d'écaille. $\times 1000$.



FIG. XXXI. Portion de l'hypoderme abdominal de la face ventrale d'une nymphe de trois jours. *e*, caryocinèse; *d*, cellule agrandie qui donnera l'écaille. $\times 1120$.

thorax, la cellule (*e*) acquiert des vacuoles et envoie vers l'extérieur un

1. SEMPER (1857) le premier a montré que les écailles sont formées par des cellules hypodermiques modifiées. Ces observations ont été ensuite confirmées par LANDOIS (1871), SCHÄFFER (1889) et autres.

prolongement cytoplasmique dont la substance est beaucoup plus pâle que celle de la cellule même.

Dans l'abdomen, cette formation est plus nette que dans le thorax par suite de l'absence de petits noyaux qui dans ce dernier masquent la naissance de l'écaïlle.

Lorsque l'écaïlle est définitivement constituée, le cytoplasme qui la remplissait disparaît. La cellule qui lui a donné naissance s'en détache, tombe à la base de l'hypoderme et dégénère. On rencontre, chez les nymphes âgées et chez les imagos, de ces éléments à des stades diffé-

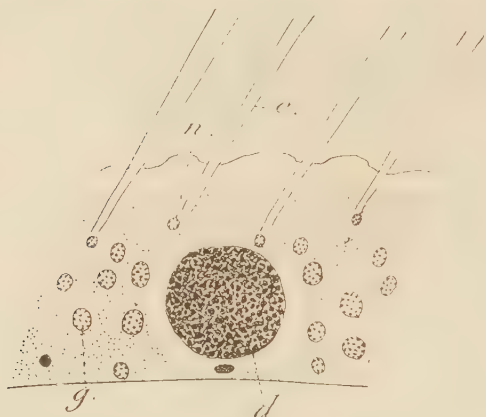


FIG. XXXII. Portion de l'hypoderme céphalique d'une jeune imago. *e*, écaïlle; *n*, petits noyaux; *g*, grands noyaux hypodermiques; *d*, cellule formatrice d'écaïlle dégénérée. $\times 1130$.

rents de leur atrophie. La figure XXXII nous montre un de ces aspects chez l'imago à peine éclos.

A l'état définitif, les écaïlles présentent deux parois chitineuses : les intérieures sont réunies entre elles par des sortes de ponts, ce sont les « Chitinbrücken » de SEMPER, les « Chitinous pillars » de MAYER.

Sur la figure XXXII, on voit, à la base des écaïlles, des petits noyaux (*n*). Nous avons déjà trouvé de ces petits noyaux occupant la même position chez la jeune nymphe. Je ne saurais dire quelle est leur signification. Cependant, à cause de leur situation constante à la base de l'écaïlle, on peut croire qu'ils jouent un certain rôle par rapport à cette formation. Ils n'ont pas été mentionnés chez d'autres Papillons.

MAYER a constaté chez *Danaïa plexippus*, que, après que l'écaïlle s'est débarrassée du cytoplasme qui la remplissait, un leucocyte pénètre dans chacune de ces écaïlles.

Les leucocytes, en dégénérant ensuite, contribuent à la pigmentation des écaïlles. Ce phénomène n'a pas été vu chez d'autres espèces. Je ne l'ai pas non plus observé dans les écaïlles qui recouvrent le corps de *Hypomeuta*.

Glandes des mues

Les glandes des mues des Lépidoptères sont dénommées glandes de VERSON, en souvenir du savant italien qui les a le premier découvertes chez *Bombyx mori*¹.

J'ai étudié ces formations dans l'abdomen de *Hyponomeuta* où elles sont situées au nombre de deux par segment sur chaque côté de la face du corps.

Ces glandes font saillie dans la cavité générale, elles débouchent à l'extérieur entre les cellules hypodermiques (fig. XXXIII h). La même basale entoure l'hypoderme et la glande. Dans celle-ci, on distingue trois éléments ; les cloisons de séparations ne sont pas très nettes chez la jeune larve, mais se voient chez la larve d'âge moyen.

Dans la cellule (g) la plus profonde qui est sécrétrice, le noyau est volumineux et large. La membrane nucléaire est peu nette, le noyau est pauvre en chromatine, les granulations sont dispersées, un nucléole avec son nucléole se voit au centre.

Le cytoplasme, très chromatophile, contient, à l'état de repos, de minuscules vacuoles.

Dans les deux autres cellules (m, p), le cytoplasme chromatophile est homogène. Dans la cellule moyenne (m) le noyau est ovalaire, il est plus petit que celui de la cellule profonde et par sa structure n'en diffère pas.

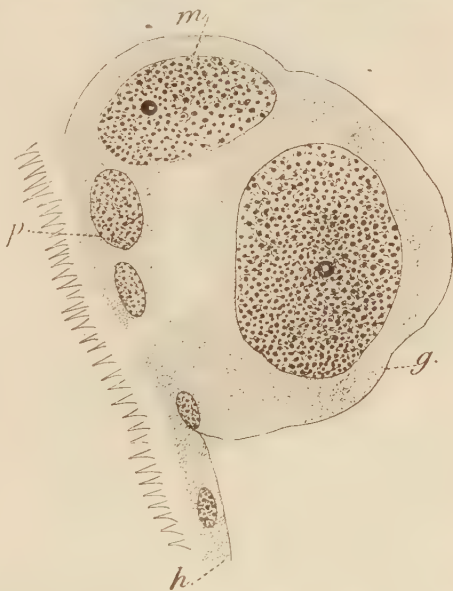


FIG. XXXIII. Glande de mue. g, cellule glandulaire; m, cellule moyenne, p, cellule la plus rapprochée de l'hypoderme. Larve active d'âge moyen. $\times 1000$.

1. PLOTNIKOW (1904) a démontré que ces organes sont formés par trois cellules dont une sécrétrice et les deux autres constituant le canal.

KLATT (8 8) a mis en évidence que les deux cellules du canal diffèrent entre elles. La cellule la plus rapprochée de l'épiderme possède un canal cuticulaire, tandis que la cellule moyenne a un canal intracellulaire.

SCHULZE (912) a vérifié le même fait chez *Papilio machaon*, *Papilio podalirius* et *Deilephila euphorbiae* L. L'auteur ajoute cependant que les cellules constituant le canal sont également sécrétrices.

Le noyau (*p*) le plus rapproché de l'hypoderme ne varie que par sa dimension un peu plus grande des éléments hypodermiques proprement dits.

La cellule sécrétrice (*g*) sert en même temps, d'un côté, de paroi au canal conducteur des produits sécrétés. Les deux autres cellules forment la bordure du côté opposé.

Dans la cellule moyenne (*m*), on voit nettement que l'extrémité du canal touche au noyau, il est donc intracellulaire.

La figure xxxiv nous présente la glande au moment où la larve se prépare à la mue ; la nouvelle cuticule est déjà sécrétée (elle n'est pas présentée sur la figure). A ce stade on voit généralement sur les coupes la cellule moyenne (*m*) coiffer la cellule sécrétrice proprement dite.

La cellule glandulaire (*g*) a notablement grossi, son noyau est irrégulier ; elle est remplie par des vacuoles sécrétrices qui réduisent le cytoplasme à un fin réseau. Le cytoplasme des autres cellules n'a pas changé, il est dense, chromatophile et granuleux.



FIG. XXXIV. Glande de mue chez une larve en train de muer, la nouvelle cuticule est déjà formée, elle n'est pas représentée sur le dessin. *g*, cellule glandulaire ; *m*, cellule moyenne ; *h*, hypoderme. $\times 1000$.

Chez les larves au repos et chez les jeunes nymphes, les glandes nous offrent le même aspect que chez la larve en train de muer. Ces formations persistent jusqu'à la fin du deuxième jour après la nymphose. Alors la chromatine des noyaux, devenue très compacte, se fragmente. Le cytoplasme dégénère également. On rencontre alors ces glandes, réunies encore à l'hypoderme et ayant conservé leur basale, remplies des produits de dégénérescence (fig. xxxv).

Le noyau de la troisième cellule, la plus rapprochée de l'hypoderme,

persiste encore (fig. XXXV *p*), mais plus tard disparaît également. J'ai vu sur différentes préparations les cellules hypodermiques voisines de la glande présenter les mêmes phénomènes de pycnose.

Je n'ai pas observé des phagocytes au voisinage de ces glandes dégénérées. Il est probable que celles-ci se détachent de l'hypoderme et tombent dans la cavité générale où elles seront phagocytées.

J'ai rencontré chez les nymphes des glandes particulières à trois noyaux. Ces formations sont plus petites que celles décrites précédemment ; je ne les ai pas vu chez les larves, il est donc probable qu'elles se sont différenciées aux dépens de l'hypoderme nymphale.

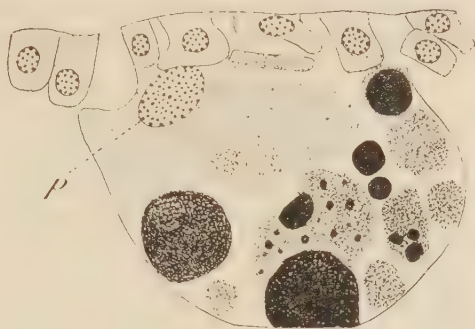


FIG. XXXV. Glande de mue en dégénérescence. Nymphe de 48 heures. $\times 1000$.

GLANDE VENTRALE

La glande ventrale a été décrite par SCHAEFFER (1889), chez la larve de *Hyponomeuta evonymella* L, comme un tube qui commence dans

le métathorax, longe la face ventrale de la chenille et vient s'ouvrir à l'extrémité supérieure ventrale du prothorax sur un bourrelet présentant deux muscles rétracteurs.

On savait que la glande ventrale disparaissait, mais sa mé-



FIG. XXXVI. A, Cellules épithéliales de la portion proximale de la glande ventrale. Larve d'âge moyen. $\times 1130$. — B, Cellules épithéliales de la portion distale de la glande ventrale. Larve d'âge moyen. $\times 1120$.

tamorphose n'a pas été étudiée. Je l'ai poursuivie chez *Hyponomeuta padella*.

La glande (fig. 10) présente deux portions différentes. Dans la proximale (fig. XXXVI A), les noyaux cellulaires allongés ou ovalaires sont sou-



FIG. XXXVII. Coupe longitudinale de la glande ventrale chez une nymphe d'un jour. $\times 400$. *p*, portion distale; *d*, portion proximale; *b*, basale; *r* élément en chromatolyse; *l*, leucocyte.

vent rétractés à l'intérieur de leur membrane ou bien ils sont déprimés par des vacuoles. Des vacuoles semblables se voient dans le cytoplasme chromatophile et grenu. L'intima (*i*) est lisse.

Dans la portion distale (fig. XXXVI B), le cytoplasme chromatophile et granulé est dépourvu de vacuoles, de même que le noyau.

L'intima (*i*) est épaisse et hérissée de gros crochets chitineux. Une basale existe.

Chez la larve au repos, l'intima caractéristique se trouve tout le long de la glande sauf dans le cæcum terminal. Il s'ensuit que, dans cette por-

tion, les cellules des deux côtés se rapprochent, ne laissant qu'un très faible espace entre elles. La transformation du cæcum diffère dans ses détails de celle de la portion proximale de la glande. Je décrirai d'abord la métamorphose de celle-ci.

Chez la larve prête à se nymphoser, l'intima a entièrement disparu, la glande s'est rétractée sur elle-même, le cytoplasme est éosino-

phile et granuleux, les noyaux présentent un début de chromatolyse.

Chez une nymphe fixée à la fin de la première journée après la mue, la destruction de cette portion de la glande est très avancée (fig. XXXVII *p*). Les noyaux et le cytoplasme ont subi une dégénérescence granuleuse. J'ai remarqué une particularité de la dégénérescence de cet organe. Les granulations chromatolytiques provenant des noyaux se disposent souvent en couronne autour d'une petite portion de cytoplasme (*r*); chaque ensemble ainsi formé correspond sans doute à une ancienne individualité cellulaire.

Bien que la chromatolyse de l'épithélium soit déjà très avancée, les

leucocytes sont relativement peu nombreux dans son voisinage. Cependant un examen attentif permet d'en distinguer (fig. XXXVII, XXXVIII *l*). Parfois, parmi eux, on reconnaît quelques cellules grasses également remplies de produits chromatolytiques.

Sur les figures XXXVII et XXXVIII nous voyons un fragment de la basale (*b*). Celle-ci n'est pas attaquée par les phagocytes dès

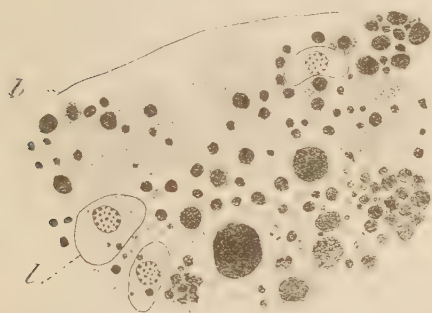


FIG. XXXVIII. Portion de la glande ventrale en chromatolyse. *b*, basale; *l*, phagocyte. Nymphe d'un jour. Coupe longitudinale. $\times 1130$.

le début de la métamorphose comme ceci a lieu par exemple pour la glande de la soie (voir p. 107). Ici elle disparaît en même temps que l'épithélium même.

Suivons maintenant les modifications qui sont survenues pendant ce temps dans le cæcum terminal (*t*). Nous avons vu que, chez la larve au repos, les cellules se sont rapprochées par suite de la disparition de l'intima. Vers la fin de la première journée, après la mue nymphale, les cellules ont encore gardé leurs limites cellulaires: le cytoplasme éosinophile s'irradie vers le centre du cæcum (fig. XXXVII). Les noyaux sont devenus irréguliers, certains ont l'air de se cliver. Dans la plupart d'entre eux, la chromatine est encore normale, un nucléole bien net se distingue. Des boules chromatolytiques se rencontrent pourtant déjà par-ci par-là.

Bientôt toute cette portion de la glande dégénérera, comme nous l'avons vu précédemment pour la portion proximale.

Je dois ajouter que le cæcum terminal de la glande ne se comporte

pas de la même façon chez tous les individus ; ainsi je l'ai rencontré chez une nymphe, vingt-quatre heures après la mue, encore parfaitement indemne, tandis que chez une seule larve prête à se nymphoser, la dégénérescence de ses éléments était déjà assez avancée et j'ai trouvé dans son voisinage des phagocytes et des sphères de granules.

La disparition de la glande ventrale se produit très rapidement. Etant donnée cette rapidité, il est difficile de suivre toutes les étapes de sa résorption.

Au début de la troisième journée après la mue nymphale il n'y en a plus aucune trace.

Je ne crois pas que l'on puisse attribuer la brusque disparition de la glande à une dissolution humorale ; la présence que j'ai constatée des leucocytes (1) est une preuve en faveur de la théorie phagocytaire. Il est probable qu'en dernier lieu il y a une invasion de nombreux phagocytes qui se chargent d'évacuer dans la cavité générale les déchets de la destruction.

GLANDE MANDIBULAIRE

La glande mandibulaire (fig. 1 *m*) est formée par deux tubes qui s'ouvrent extérieurement à la base de la mandibule. Ils viennent d'autre part se terminer en cæcum dans le deuxième segment thoracique.



FIG. XXXIX. Coupe transversale de la glande mandibulaire chez une jeune larve. $\times 850$.

La situation de la glande mandibulaire, la forme de ses noyaux (fig. XXXIX) et l'absence dans sa lumière du peloton soyeux, permettent de la distinguer du canal conducteur de l'appareil sé-

ricigène avec lequel on pourrait la confondre sur les coupes.

L'évolution de la glande mandibulaire au cours de la métamorphose n'avait pas été étudiée jusqu'à présent. J'en décrirai les principales étapes.

Chez la larve, les limites cellulaires sont nettes. Les noyaux sont volumineux. Les granulations chromatiques sont grandes et serrées, mais distinctes. Un nucléole existe toujours.

Le cytoplasme chromatophile présente des vacuoles. L'intima porte de petits crochets chitineux (fig. XXXIX). La basale peu nette chez la jeune chenille, l'est davantage chez la larve adulte.

Chez la larve au repos et chez la toute jeune nymphe, l'épithélium glandulaire ne présente point de modifications importantes. Chez la jeune nymphe, on reconnaît, bordant la lumière, une membrane pâle et homogène : celle-ci n'existe plus chez la nymphe âgée de 38 heures (fig. XLI).



FIG. XL. Cellule de la glande mandibulaire chez une nymphe de trente-huit heures. Coupe longitudinale. $\times 1400$.

En suivant la glande, on se rend compte qu'elle n'offre pas partout le même aspect ; ainsi dans sa portion distale et proximale elle présente déjà un stade assez avancé de dégénérescence, tandis que vers le milieu elle est encore normale.

A cet endroit, les cellules sont nettement délimitées entre elles ; le cytoplasme chromatophile est vacuolaire, la basale est soudée à la surface cellulaire, la lumière est très grande.

Là où la métamorphose a débuté la glande se rétracte et se libère de sa basale (fig. XLI). Le cytoplasme est légèrement chromatophile, il est granulé et riche en vacuoles ; on rencontre par endroit des boules de volume varié un peu plus denses que le protoplasme ambiant et qui semblent représenter du cytoplasme concrétionné. La lumière est remplie par une substance de même aspect que le cytoplasme, mais qui est très



FIG. XII. Coupe longitudinale de la glande mandibulaire chez une nymphe de 38 heures. *b*, basale ; *p*, phagocyte. Dans deux phagocytes les noyaux n'étaient pas visibles sur cette coupe, mais se voyaient sur la coupe suivante. $\times 1130$.

pâle, on y trouve aussi parfois des vacuoles et des boules concrétionnées.

Les noyaux, dans certaines cellules, sont encore tout à fait normaux ; dans d'autres, au contraire, ils sont déjà fragmentés. On voit aussi dans

d'autres cellules (fig. XL) une partie du noyau se désagréger en boules pycnotiques, tandis que la portion du noyau encore persistante présente un aspect tout à fait normal. Ailleurs, tout le noyau ou même la cellule entière a subi une dégénérescence granuleuse.

On trouve, circulant dans l'espace libre entre l'épithélium et la basale, de nombreux phagocytes encore à jeun ou déjà bourrés de produits ingérés qui sont à des stades différents de condensation (fig. XLI *p*). La forme de ces enclaves est généralement arrondie. Ces corps sont formés par une masse chromatique entourée de cytoplasme ou par des amas protoplasmiques ou chromatiques seuls. Dans ces derniers, les granulations sont parfois distinctes, parfois complètement agglomérées.

Dès qu'une portion de glande est fragmentée, les particules sont englobées par les phagocytes. Cette dégénérescence accompagnée de phagocytose, continue ainsi et, au troisième jour après la mue nymphale, la glande a entièrement disparu.

Dans la glande mandibulaire, comme nous venons de le voir, les phagocytes (*p*) et les leucocytes circulent librement dans l'intervalle qui sépare l'épithélium de la basale (*b*). Nous nous trouvons ici en présence d'un fait particulier et qui ne se retrouve pas dans d'autres organes de *Hyponomeuta*. Ainsi, par exemple, dans les tubes de Malpighi contournés (voir p. 116), il y a également pénétration des leucocytes sous la basale; on les rencontre au sein de la cellule même et fusionnés avec le cytoplasme de celle-ci.

Dans la glande mandibulaire nous voyons un processus différent. Les leucocytes pénètrent au-dessous de la basale, mais non à l'intérieur de l'épithélium même.

Au fur et à mesure que les phagocytes ont englobé une portion de la substance, ils gagnent de plus en plus la profondeur de la cellule (fig. XLI); ceci est plutôt provoqué par la disparition même d'une partie de l'épithélium que par une immigration dans celui-ci. Dans la glande mandibulaire, les phagocytes ne perdent jamais leur individualité, ils ne se fusionnent jamais avec le cytoplasme de la glande.

APPAREIL SÉRICIGÈNE

Chez les *Muscides*, la destruction des glandes salivaires a lieu par phagocytose; phagocytose qui intervient avant l'altération de l'épithé-

lium glandulaire d'après KOWALEWSKY (1887) et CH. PÉREZ (1910), et après, selon VAN REES (1888).

Pour HENNEGUY (1904), les cellules se disloquent spontanément et les fragments sont ensuite englobés par les phagocytes.

BERLESE (1900) nie l'intervention des phagocytes.

Chez les Diptères inférieurs (VANEY 1902), les glandes dégénèrent d'abord et sont ensuite, suivant le cas, englobées, ou non, par les phagocytes.

Il n'y a pas de phagocytose chez *Lasius flavus*, d'après KARAWAIEW (1898) et chez la Guêpe, d'après ANGLAS (1900) ; les glandes se dissolvent dans le sérum sanguin.

Chez *Isosoma*, d'après DOCTERS VAN LEEUVEN (1908), il y a phagocytose après dégénérescence de l'épithélium.

Chez la Galéruque (POYARKOFF 1910), le phagocyte mêlant son protoplasme au cytoplasme de la cellule glandulaire provoque ainsi sa fragmentation en petites boules. L'englobement n'a lieu qu'après cette espèce d'émiettement.

Les connaissances sur la métamorphose de l'appareil séricigène des Lépidoptères sont restreintes.

Les auteurs anciens, HÉROLD (1815) et SUCKOW (1829), se bornent à constater la disparition de cet organe pendant la nymphose.

Par contre, DE FILIPPI (1850) et CORNALIA (1856) considèrent chez le Papillon certaines formations comme des restes de l'appareil séricigène.

Pour DE FILIPPI, ce sont quelques glandes de couleur orange qui se trouvent chez l'imago à côté de l'estomac et qui, croyait-il, seraient douées d'une fonction spéciale.

Pour CORNALIA, un ruban rougeâtre plissé et de consistance pâteuse représente le résidu de la glande de soie.

HELM (1876) nie catégoriquement, sous quelque forme que ce soit, la persistance chez l'imago de la glande séricigène. Il ne s'expliquerait d'ailleurs pas la persistance d'un organe dont la fonction cesse avec la vie larvaire.

HELM, le premier, a étudié en détail la disparition de la glande chez *Bombyx mori* :

A la cinquième mue, la *tunica intima* est rejetée, sans être remplacée, les cellules s'écartent les unes des autres, la *tunica propria* (basale) n'étant plus distendue par les cellules glandulaires se plisse et plus tard disparaît. Les noyaux se fragmentent et se confondent avec le cytoplasme ambiant.



FIG. XLII. Schéma montrant un tube de la glande de soie.

Le cytoplasme lui-même subit une dégénérescence granulo-graisseuse. La destruction de la glande est complète.

KOWALEWSKY (1887) pense que la destruction de la glande chez les Lépidoptères se fait de la même façon que chez les Muscides, c'est-à-dire par phagocytose.

KOWALEWSKY dit avoir trouvé chez les nymphes de *Hyponomeuta*, à l'intérieur de cellules glandulaires, des éléments minuscules, qu'il croit être des phagocytes immigrés.

Je vais maintenant décrire l'appareil séricigène chez la larve de *Hyponomeuta* (fig. XLII). Il est formé par deux longs tubes qui s'étendent loin dans la cavité générale et s'y terminent en cul-de-sac. Ces tubes débouchent à la base de la lèvre supérieure. Un peu avant de s'ouvrir à l'extérieur, ils reçoivent les produits de deux glandes dites glandes de Filippi.

Chacun de ces tubes comprend dans l'abdomen une partie rectiligne qui après un assez long trajet se replie sur elle-même et forme une anse en V (fig. I).

Toute cette partie abdominale est fort épaisse, mais un peu avant d'arriver dans le thorax, la glande devient subitement très mince et effilée.

C'est la partie abdominale du boyau qui constitue la portion sécrétrice, tandis que la portion thoracique est purement conductrice.

Les deux portions différent aussi bien par leur aspect général que par leur structure histologique et leur transformation pendant la nymphose.

Nous allons les étudier séparément.

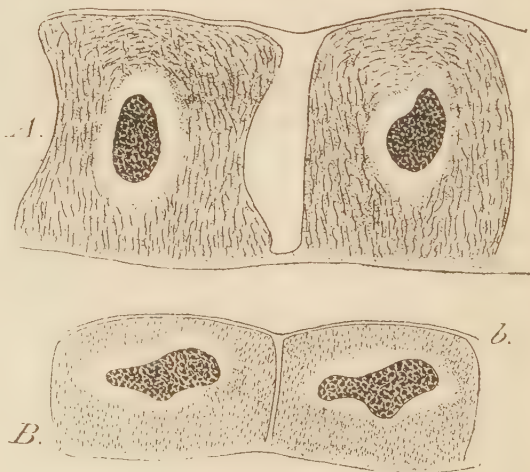


FIG. XLIII. Appareil séricigène. A, cellules épithéliales de la portion rectiligne de la glande; B, Cellules épithéliales de la portion en V; b, basale; Jeune larve, coupe longitudinale.

Glande productrice

Dans le segment rectiligne, la lumière est petite et les cellules qui la délimitent sont hautes et volumineuses. Dans l'anse réfléchi la lumière est très grande et les cellules deviennent immédiatement plates et petites. La figure XLIII montre, à la même échelle, l'aspect des cellules de ces deux portions de la glande, et permet de juger de la différence de leur dimension.

Sur les préparations, les noyaux apparaissent toujours dans une zone vacuolaire. Dans les pièces *in toto*, ils ont une forme de croissant dont

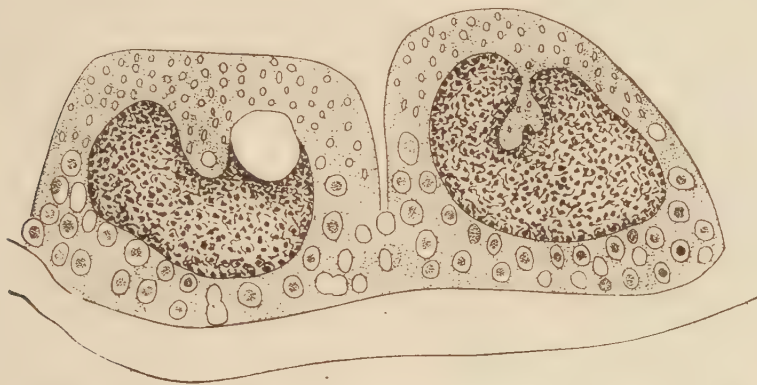


FIG. XLIV. Cellules épithéliales de la glande de soie chez une larve en train de filer son cocon. Coupe longitudinale. $\times 700$.

la concavité regarde la basale. En coupe (fig. XLIII), ces noyaux ont une forme plus ou moins irrégulière, ils sont très compacts.

Le cytoplasme est basophile et granuleux, il est finement réticulé et contient des filaments, longs, épais et espacés dans la partie rectiligne (A), petits et serrés dans l'anse en V (B). Comme l'a montré GILSON, pour *Bombyx mori*, ces filaments ne sont pas des fibrilles isolées, mais des portions régulières du reticulum général.

Dans les deux parties de la glande, une petite portion de cytoplasme qui entoure le noyau est claire et ne contient pas de filaments, de même que la portion qui se trouve immédiatement au dessous de l'intima.

C'est chez la larve en train de filer son cocon que le fonctionnement de la glande atteint son maximum d'intensité. Les glandes sont turgescentes. Les filaments, à ce moment, ont définitivement disparu et la structure réticulaire du cytoplasme devient plus apparente (fig. XLIV).

Le cytoplasme renferme des vacuoles qui sont petites sur la face basale, grandes du côté tourné vers la lumière (fig. XLIV). Ces dernières contiennent des enclaves d'aspect hyalin qui ne sont autre chose que de la soie non encore éliminée. Chez la larve se préparant à la mue, les

vacuoles peuvent confluer en des cavités énormes toujours remplies du coagulum pâle. Les vacuoles alors ne se trouvent pas seulement du côté de la lumière, mais un peu partout et elles déforment souvent le noyau.

La métamorphose débute chez la larve au repos. La portion terminale en cul-de-sac de la glande a perdu sa turgescence, elle est devenue empâtée. Si on l'examine de plus près, on voit, à côté de cellules encore en bon état, d'autres cellules dont les noyaux sont complètement fragmentés et dont le cytoplasme a également subi une atrophie granuleuse. La figure XLV nous montre une portion de la glande à ce stade. La cellule en dégénérescence a maintenant l'aspect d'un sac rempli de corps de teinte et de volume différents, mais de forme généralement arrondie. On y trouve des boules éosinophiles, violacées et franchement chromatiques, ces

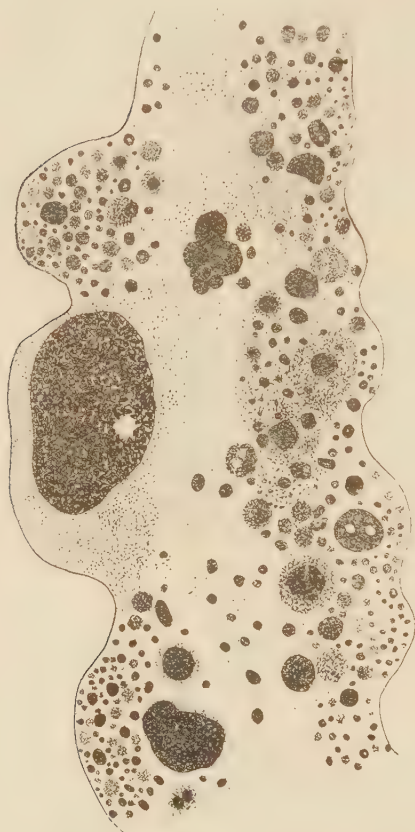


FIG. XLV. Coupe longitudinale du cæcum terminal de la glande séricigène. Larve prête à se nymphoser. $\times 700$.

dernières pouvant être ou non entourées du cytoplasme violacé (glychomalun).

Tout ceci a lieu sans que l'afflux des leucocytes soit plus intense à cet endroit qu'ailleurs. Les leucocytes ne commencent à jouer leur rôle destructeur que lorsque cette partie de la glande est complètement dégénérée. Ceci a lieu chez la nymphe. La phagocytose est donc postérieure à la dégénérescence.

Dans le reste du segment longitudinal de la glande et dans la portion

en V, les modifications importantes ne commencent que chez la jeune nymphe.

La glande se contracte en abandonnant la basale, qui, mince jusque-là, se gonfle et se plisse fortement. Dans la portion de la glande que j'ai représentée sur la figure XLVI, le plissement de la basale est beaucoup moins accentué qu'ailleurs.

Des leucocytes affluent vers la basale, s'y accollent, la perforent, mais respectent encore l'épithélium glandulaire.

Vers la troisième journée après la mue, la basale a disparu, la dégénérescence de l'épithélium est avancée.

La figure XLVII g nous représente la portion supérieure de la glande chez une nymphe de quatre jours.

La lumière est oblitérée, le cytoplasme est resté chromatophile, les noyaux sont très compacts. Certains sont fragmentés en boules dont la structure granuleuse n'est plus décèlable.

On rencontre, parmi les débris de la glande, des leucocytes nombreux, certains (l) se trouvent à l'intérieur même de l'épithélium et leurs limites cellulaires sont très peu nettes ou même complètement évanouies, leur cytoplasme s'étant confondu avec celui des cellules glandulaires mêmes.

Ce stade correspond sans doute à celui où KOWALEWSKY chez *Hypnomenuta* a observé des phagocytes dans la glande de la soie.

Malgré l'abondance des leucocytes, on en trouve à ce moment peu ayant déjà englobé des produits de dégénérescence.

Plus tard, le nombre de leucocytes a encore augmenté, ils sont serrés les uns contre les autres et leurs cloisons cellulaires sont indistinctes.

Ce n'est que très tardivement que les phagocytes s'individualisent de nouveau; ils sont devenus plus grands qu'ils ne l'étaient auparavant et sont encombrés par les débris de la glande non encore entièrement digérée.

Cette destruction est très lente et progressive. A la fin de la nymphose



FIG. XLVI. Coupe transversale de la glande de soie.
Nymphe de 24 heures.



FIG. XLVII. Coupe ongitudinale d'une portion de l'appareil séricigène montrant la glande sécrétrice *g*, et le canal évacuateur *c*; *l*, leucocyte. Nymphe de quatre jours. $\times 700$.

on trouve encore sur les coupes à la place de l'ancienne glande une substance dégénérée envahie par des leucocytes.

La portion sécrétrice (*g*) de l'appareil séricigène disparaît donc phagocytée, mais cette phagocytose n'a lieu que lorsque la glande a subi des modifications importantes.

Chez *Gracilaria syringella*, d'après mes observations, la glande est également phagocytée, mais cette destruction, au lieu d'être leucocytaire comme chez *Hyponomeuta*, est produite par les cellules grasses (fig. XVI).

Chez une même nymphe

de *Gracilaria*, l'épithélium est à des stades différents d'histolyse : tandis que certaines cellules ont déjà subi une dégénérescence granuleuse, d'au-

tres, tout en présentant des signes pycnotiques, restent encore entières.

Dès que la fragmentation se produit, les cellules adipeuses accaparent les produits de destruction (fig. xvi).

On trouve au voisinage de la glande de très nombreux éléments gras bourrés de boules en dégénérescence et d'autres en train de les englober.

Nous avons vu que chez *Hyponomeuta*, les phagocytes se comportent autrement vis-à-vis de la glande. Ils n'englobent pas les fragments de celle-ci, mais s'infiltrant dans son épithélium et le digèrent sur place (fig. XLVII 1).

Je pense que la différence de processus phagocytaire chez *Gracilaria* et *Hyponomeuta* doit être attribuée dans une large mesure aux dimensions des éléments qui y prennent part.

Les cellules adipeuses, vu leur taille, peuvent englober des boules de dégénérescence relativement grandes et nombreuses, tandis que les petits leucocytes, usant du même procédé, ne sauraient assez vite venir à bout de la volumineuse masse qu'est la glande de la soie ; en s'unissant, ils accélèrent ainsi sa disparition.

En résumé chez *Hyponomeuta*, l'épithélium présente des signes de dégénérescence avant son envahissement par les leucocytes ; chez *Gracilaria*, la glande se fragmente d'abord, les débris sont ensuite englobés par les cellules grasses qui jouent le rôle des phagocytes.

Canaux évacuateurs

Sur le vivant, les canaux évacuateurs de l'appareil séricigène, sont plus transparents que la glande productrice ; ils sont filiformes et de plus en plus fins en s'approchant de l'extérieur. Deux cellules suffisent généralement à limiter la lumière (fig. 5). Les limites cellulaires se voient bien sur une coupe longitudinale. La figure 5 nous montre une section transversale d'un de ces canalicules dans sa portion moyenne.

La basale (*b*) est nette, le cytoplasme compact et chromatophile est fibrillaire, mais cette structure est beaucoup moins accusée que dans la portion productrice de la glande.

Du côté opposé à la basale, le canalicule présente une zone pâle et enfin une intima (*in*) chitineuse.

Les noyaux sont ovalaires ; les granulations chromatiques forment des grumeaux inégalement distribués tranchant sur le fond clair du noyau.

Dans la lumière on distingue un peloton de soie (*f. s*) ; à un fort grossissement chaque fil soyeux apparaît formé de deux parties : l'écorce et

la soie proprement dite. Le peloton persiste pendant toute la nymphose et sa présence permet toujours de distinguer le canal.

Dans la partie terminale du canal voisine de l'extérieur, les noyaux sont plus serrés et le protoplasme des cellules devient vacuolaire.

Au début de la nymphose, le tube se contracte en abandonnant la basale (*b.*), qui forme alors des plis nombreux. Vers la deuxième journée, des leucocytes (*l.*) affluent : ils s'appliquent par leur bout effilé contre la basale comme pour tenter de la perforer. La figure 4 nous montre ce stade en coupe longitudinale. Après avoir englobé la basale, les phagocytes se dispersent.

Le début de la métamorphose est donc le même pour la glande et pour son canal, mais ici les phagocytes se bornent à la destruction de la basale et n'atteignent jamais l'épithélium.

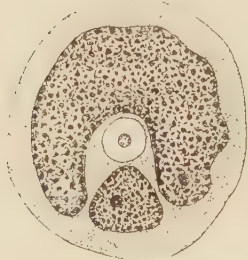


FIG. XLVIII. Coupe transversale du conduit de l'appareil séricigène. La basale s'est déjà détachée. Nymphé de trente-huit heures. $\times 800$.

Pendant ce temps la lumière s'est rétrécie. L'intima a disparu. La zone pâle n'existe plus. Le cytoplasme chromatophile a perdu sa structure fibrillaire, il est maintenant granuleux. Quelques vacuoles apparaissent. Les noyaux deviennent uniformément compacts, le nucléole disparaît, puis réapparaît à nouveau.

L'épithélium ne disparaît pas comme on aurait pu le croire, il va évoluer et se différencier pour donner un nouvel organe imaginal, ne rappelant en rien le canal conducteur de la glande de soie. Un tractus de sécrétion soyeuse qui, durant toute la nymphose, persiste dans la lumière du canal, permet de le reconnaître malgré son aspect différent.

Les figures 3, 4, XLVIII, nous montrent une portion du canal à la fin de la deuxième journée. Les noyaux très chromatiques présentent sur la coupe transversale (LVIII) la forme d'un anneau tantôt ouvert, tantôt fermé et à contour irrégulier. Mais c'est surtout sur des coupes longitudinales rasantes que l'on peut se rendre compte des transformations que les noyaux subissent. Ils s'allongent beaucoup, s'étranglent, mais les deux portions ainsi formées ne se séparent point et s'étranglent de nouveau (fig. 3). Les noyaux prennent des aspects rameux et bourgeonnants.

Ils continuent à s'allonger et à s'étrangler durant toute la nymphose. Ils acquièrent des formes tout à fait différentes (fig. 7) de celles

que l'on observe chez les larves actives et on ne se douterait pas qu'ils puissent en provenir si on ne les avait suivis pas à pas.

Dans ces noyaux les granulations chromatiques sont clairsemées; elles sont régulières et distinctes; il existe un nucléole et un nucléolule (fig. LV).

Le cytoplasme se différencie également; il perd de plus en plus ses affinités pour les teintes basiques et devient éosinophile.

Au cinquième jour (fig. 6) après la mue nymphale, on voit apparaître des prolongements partant du cytoplasme et faisant saillie dans la lumière maintenant agrandie. Ces expansions se colorent de la même façon que le cytoplasme. Elles ont l'aspect de paquets de soies agglutinées. Ces formations sont spéciales à la nymphe; elles n'existaient pas chez la larve et elles disparaissent avant la fin de la nymphose de telle sorte qu'il n'y en a plus trace chez l'imago.

Chez l'imago la glande s'est beaucoup épaissie (comparer fig. XLVII et fig. XLIX).

Le cytoplasme est éosinophile mais prend une teinte chromatique sur son pourtour, il est finement granuleux et présente des stries radiaires visibles surtout sur une coupe transversale. On rencontre dans le cytoplasme quelques rares vacuoles. Les noyaux sont minces et ramifiés (fig. 7).

La lumière est très petite, virtuelle, à certains niveaux, mais la mince intima qui la délimite décèle son emplacement (fig. XLIX).

Une nouvelle basale s'est reformée (fig. 7 *ba*).

En résumé, le canal de la glande de la soie se débarrasse de sa basale, puis en reforme une autre. Les noyaux s'allongent et se ramifient. Le cytoplasme diminue apparemment par suite de la contraction de la glande, puis s'accroît d'une manière intense (*Cf.* fig. XLVIII et XLIX, dessinées



FIG. XLIX. Coupe transversale de la glande imaginale. Jeune imago. $\times 800$.

à la même échelle), et après être passé par un stade transitoire et particulier à la nymphe (prolongements éosinophiles), il acquiert sa structure définitive. La lumière devient plus petite, puis s'accroît et se rapetisse définitivement chez l'imago.

On voit par ce qui précède que la portion sécrétrice de l'appareil séricigène disparaît seule, tandis que la portion conductrice se différencie pour donner une glande nouvelle.

La figure LIV qui représente un fragment de l'appareil séricigène à la limite de la glande et de son canal, permet de se rendre compte de cette double transformation allant en deux sens inverses.

Cette particularité d'une glande imaginale, évoluant aux dépens des canaux conducteurs de l'appareil séricigène, n'avait pas encore été signalée par d'autres auteurs. Chez les autres Insectes décrits jusqu'ici cet organe disparaît entièrement.

TUBES DE MALPIGHI

La métamorphose des tubes de Malpighi a une très grande variabilité. Chez *Calliphora* (PÉREZ, 1910), les tubes de Malpighi passent, sans subir des modifications importantes, de la larve à l'imago.

Ils persistent également chez *Chironomus*, *Psychoda*, *Simulium* (VANEY, 1902).

Ils sont détruits et formés à nouveau chez *Eristalis* (VANEY, 1902), chez *Lasius flavus* (KARAWAIEW, 1898), chez la Guêpe et l'Abeille (ANGLAS, 1901), chez *Formica rufa* (PÉREZ, 1902), chez *Cynips* (BERLESE, 1901). Chez *Pheidole pallidula*, BERLESE n'a pu élucider si les tubes de Malpighi passent de la larve à l'imago ou s'ils périssent.

Chez *Anobium paniceum* (KARAWAIEW, 1899), les tubes persistent dans leur région postérieure où ils sont enclavés dans la paroi du rectum. Dans la portion antérieure libre, quelques cellules dégénèrent et sont englobées par leurs voisins qui persistent.

Il y a quelque chose de semblable chez la Galéruque de l'Orme (POYARKOFF, 1910) : la portion terminale persiste inaltérée. Dans la portion libre, les cellules imaginale englobent le cytoplasme des cellules larvaires.

Lépidoptères. — CHOLODKOWSKY (1887) a constaté que les imagos de *Tineola biselliella* Hummel présentent deux tubes de Malpighi, tandis que les larves en possèdent six comme les chenilles des autres Lépidop-

tères. L'auteur se demande d'où proviennent les canaux urinaires de l'adulte. Voici les principaux résultats de ses recherches :

« Les chrysalides d'un jour ressemblent complètement aux chenilles en ce qui concerne leurs tubes de Malpighi ». A la fin du second jour « les tubes terminaux, au nombre de six, présentent des indices évidents de dégénérescence graisseuse. Les contours des noyaux deviennent peu apparents, tandis que leur protoplasme est parsemé de petites gouttelettes graisseuses. La consistance de ces tubes est très faible.

« Au troisième jour, on ne réussit plus à constater l'existence « d'une connexion organique quelconque entre le tronc basilaire (tronc commun qui aboutit à l'intestin) et les tubes terminaux ».

« Il est visible que les tubes terminaux disparaissent peu à peu par histolyse, tandis que le tronc basilaire s'accroît au contraire de plus en plus, comme j'ai pu le constater par l'examen comparatif de chrysalides de plus en plus âgées. Ces troncs, tout en s'allongeant progressivement, ne se ramifient pas ; ils deviennent, à la suite d'un allongement de plus en plus considérable, les vaisseaux urinaires simples de l'adulte. »

Je crois qu'il serait intéressant de vérifier ces faits par une étude microscopique approfondie.

Les observations de CHOLODKOWSKY mises à part, nous ne possédons qu'un seul travail ayant trait à la métamorphose interne de l'appareil excréteur chez les Lépidoptères, c'est celui de KATHARINA SAMSON (1908). L'auteur a suivi l'évolution des tubes de Malpighi chez *Heterogenea limacodes* Hufn. Les tubes se débarrassent de leur basale qui est phagocytée, l'épithélium entier est remanié sur place, il passe de la larve à l'imago en traversant un stade oblitéré caractéristique.

KATHARINA SAMSON voit dans cette perte temporaire de la structure différenciée un phénomène d'atrophie.

Cependant, peut-on parler de la dégénérescence d'une formation qui ne disparaît pas, qui, au contraire, persiste et redevient fonctionnelle ? Je ne le pense pas.

Il me semble plus juste de considérer le stade de repos par lequel passent les tubes comme un état « dédifférencié » correspondant à une « période de non fonctionnement », comme le fait CH. PÉREZ (1910) pour les tubes de Malpighi de *Calliphora*.

Comme le dit justement l'auteur, si l'on considérait ce stade comme un phénomène de dégénérescence, il faudrait admettre « que les cellules passent par une période de mauvais état, des altérations patholo-

giques, et qu'ensuite elles guérissent et reviennent à leur aspect de santé ».

Je pense sur ce point avec BERLESE et PÉREZ que l'on ne peut regarder comme maladif un processus qui est général dans l'ontogénie d'une espèce donnée.

Passons maintenant à l'étude des tubes de Malpighi chez la larve de *Hyponomeuta padella*. Ils sont au nombre de six; ils appartiennent donc au type normal décrit par SCHINDLER et CHOLODKOWSKY. Ils s'ouvrent



FIG. L. Schéma montrant la ramification d'un des deux canaux malpighiens.

par deux canaux dans l'intestin postérieur non loin de l'intestin moyen ou plus exactement encore dans les cæcums formés par les expansions latérales du sphincter (fig. LXXX). Chaque canal se ramifie et les deux branches ainsi formées se dirigent vers la partie antérieure du corps, puis arrivées à une certaine hauteur de l'intestin moyen, ces vaisseaux se recourbent et à cet endroit, un d'entre eux se divise encore une fois, tandis que l'autre ne subit aucune modification. Il en résulte en tout six tubes disposés en deux faisceaux de trois tubes de chaque côté de l'intestin (fig. L).

J'appellerai avec CHOLODKOWSKY et SAMSON, tronc primaire le canal qui s'ouvre dans le cæcum intestinal, tronc secondaire celui qui résulte de la bifurcation du premier.

Les canaux malpighiens s'appliquent dans leur partie distale aveugle entre la musculature et l'épithélium du rectum. Ils flottent librement dans la cavité générale sur tout le reste de leur parcours.

Les tubes de Malpighi présentent donc deux portions distinctes qui diffèrent aussi bien par leur situation par rapport à la musculature intestinale que par leur structure propre. Ils diffèrent également par leur métamorphose comme nous le verrons par la suite.

Il n'y a pas de musculature propre aux tubes de Malpighi¹. Une basale nette existe.

1. Une musculature propre aux tubes de Malpighi a été signalée chez *Grillus* et chez *Hydrophilus* par LÉGER et DUBOSQ; chez *Hydrophilus* et *Periplaneta* par SCHNEIDER; chez *Galleria mellonella* par METALNIKOFF; chez *Galleruca* par POYARKOFF.

Portion contournée des tubes de Malpighi

Nous allons d'abord étudier la portion de l'appareil excréteur qui est comprise entre la musculature et l'épithélium du rectum.

Je la désignerai avec METALNIKOFF comme tubes contournés.

Dans cette portion, les tubes de Malpighi contournent le rectum et l'entourent d'un manchon complet. Si l'on fait dans cette région une coupe transversale, on voit la section du rectum entourée par une quantité de petits canaux malpighiens ; il y en a jusqu'à vingt et même plus. La figure LXXXIII nous montre la disposition de ces tubes par rapport à l'épithélium et la musculature de l'intestin.

En coupe transversale (fig. 12), on voit généralement un seul noyau par tube, plus rarement deux. Ils sont arrondis ou ovalaires, leur membrane nucléaire est nette, la chromatine sous forme de petites granulations tranche sur le fond clair du noyau. Un nucléole existe toujours, parfois il y a deux, et ils sont alors excentriques. Le cytoplasme (*cyt*) est chromatophile et finement grenu. Disposé en couche mince à la périphérie du tube, il envoie de place en place, vers la lumière, des prolongements digités qui souvent vont en s'élargissant et se dilatant. Souvent deux ou plusieurs de ces digitations confluent en un seul amas protoplasmique (fig. 12). Une substance pâle (*b. br.*) et presque homogène, très développée, remplit l'espace entre le cytoplasme et la lumière réduite.

Il s'agit ici probablement d'une bordure en brosse dont la structure n'est pas très nette, elle n'est reconnaissable qu'au voisinage le plus proche de la lumière.

En tout cas, cette bordure est tout à fait différente de celle qui se trouve dans les autres portions de tubes malpighiens.

Chez la larve, au début de sa métamorphose, la bordure en brosse a disparu, le cytoplasme occupe sa place, enfin la lumière s'est complètement évanouie. Le cytoplasme remplit uniformément tout le tube ; il est franchement éosinophile et contient d'assez grandes granulations. Les noyaux sont devenus compacts. La basale n'est plus distendue par le tube maintenant rétréci, elle est fortement plissée.

Vers la fin du premier jour après la mue nymphale, on trouve de nombreux leucocytes au voisinage de la basale ; ils pénètrent entre ses replis, arrivent à la perforer et s'infiltrer dans la cellule (fig. 13 *n. ph.*) La basale (*ba*) se reforme après leur passage. Les leucocytes étant souvent intimement appliqués contre la basale plissée et très transparente, il est

difficile de voir s'ils se trouvent à l'intérieur ou à l'extérieur par rapport à elle.

Mais à côté de ces cas discutables, on rencontre des figures, pour lesquelles on peut dire avec certitude que les leucocytes se trouvent à l'intérieur de la cellule du tube. A ce moment, les canaux ont déjà subi une transformation, mais celle-ci n'est pas encore très accusée.

Dès que les leucocytes se sont fauflés à l'intérieur du tube, leurs limites cellulaires disparaissent et leur cytoplasme se confond avec celui de la cellule malpighienne.

On peut trouver dans une section d'un tube de nombreux noyaux leucocytaires, qui par leur structure particulière, se distinguent toujours bien des noyaux malpighiens ou des fragments de ceux-ci (fig. 13). Par suite de cet apport d'éléments étrangers, le tube s'accroît en dimension, ce qui entraîne le déploiement des replis de la basale qui s'applique de nouveau intimement sur le tube, comme nous le voyons sur la figure 13. Cette figure nous montre une coupe transversale d'un tube contenant sept noyaux phagocytaires (*n. ph.*). Puis à côté des noyaux malpighiens, très denses, on voit des débris nucléaires accusant divers stades de décomposition.

Ainsi, on trouve de petits fragments nucléaires où les granulations sont fusionnées en des boules très compactes. D'autres sont homogènes et d'un violet foncé (hematéine). Certaines boules présentent des taches claires. Les différents fragments peuvent être entourés d'une masse de substance chromatophile.

La basale (*ba*) reformée après la pénétration des leucocytes n'est plus de longue durée, elle disparaît bientôt définitivement. Cette disparition facilite encore la pénétration dans le tube des phagocytes qui, ne trouvant plus aucun obstacle sur leur chemin, envahissent en grand nombre le cytoplasme malpighien.

A la fin, on trouve à la place des anciens tubes de Malpighi de très nombreux sphérules de granules dans lesquels on peut toujours reconnaître l'ancien noyau leucocytaire.

Cette destruction ne se produit pas partout au même moment et on peut trouver tous les stades de dégénérescence sur une même préparation.

Au sixième jour après la mue nymphale, la résorption de cette partie des tubes de Malpighi est complète et la disparition est définitive.

En résumé, la portion postérieure des tubes de Malpighi disparaît par

phagocytose. L'infiltration des leucocytes a lieu avant la dislocation du tube même, mais après que celui-ci a subi certaines modifications structurales.

Portion libre des tubes de Malpighi

Cette portion comprend deux parties, une ascendante et l'autre descendante (fig. L). Chez la larve active, les vaisseaux de la branche montante sont formés par des tubes à surface régulière (fig. LI) ; dans les



FIG. 11. Tubes de Malpighi. Coupe longitudinale d'une branche montante. Jeune larve. $\times 800$.



FIG. 111. Coupe longitudinale d'un canal descendant des tubes de Malpighi. Jeune larve. $\times 800$.

canaux descendants (fig. LII), les contours extérieurs et intérieurs sont bosselés et chaque relief correspond à une cellule. Souvent celle-ci s'étire beaucoup et parvient à atteindre le bord opposé du tube.

Dans les deux portions, les noyaux sont plus ou moins ovalaires. Chez les toutes jeunes chenilles, leur membrane n'est pas très nette et la masse

nucléaire semble être plongée dans le cytoplasme même. Parmi les granulations chromatiques se distingue un nucléole.

Le cytoplasme est granulé; par place il présente un réseau à mailles très fines (fig. LI) par endroit il montre quelques vacuoles (fig. LII).



FIG. LIII. Coupe longitudinale d'un tube malpighien chez une larve prête à se nymphoser. *b.*, basale. $\times 700$.

A un fort grossissement, on distingue entre le cytoplasme chromatophile et la basale une zone étroite légèrement éosinophile sans structure différenciée. Du côté de la lumière se trouve une zone également pâle. La bordure en brosse se voit bien. Les produits d'excrétion sont des cristaux réfringents.

La métamorphose débute chez les larves immobilisées et suit la même marche dans les deux portions (montante et descendante) de l'appareil excréteur.

Les tubes se contractent (fig. LIII, fig. 10) et il en résulte un plissement très accusé de la basale. Ici les phénomènes qui ont été décrits pour la basale de la portion persistante des glandes de la soie se répètent de la même façon (voir p. 110). Il y a également afflux de phagocytes (fig. 10) fragmentation de la basale, et sa disparition définitive. Ceci se passe chez les nymphes de deux et de trois jours.

Pendant ce temps, dans la portion descendante de l'organe, la sur-

face des cellules reste bosselée du côté basal, elle est plate du côté de la lumière (fig. LIII, fig. 10). Les noyaux sont uniformément denses.

Le cytoplasme chromatophile forme un réseau très net (fig. 10), dont les mailles, par endroit, se réunissent et forment des cavités plus ou moins grandes. La lumière est remplie d'une substance pâle (*l. o*) dans laquelle on peut déceler la même structure que dans le cytoplasme même, seule-

ment les mailles du réseau sont très petites ¹. Cependant cet état n'est que passager.

Dans la portion descendante, la lumière commence à apparaître déjà au lendemain de la mue nymphale ; dans la portion ascendante, ceci n'a lieu qu'un peu plus tard, vers le troisième jour à peu près. C'est aussi vers cette époque que la bordure en brosse apparaît et que les tubes deviennent fonctionnels.

A l'état définitif, ils présentent une basale nettement formée (fig. 11 *ba*). Leurs noyaux sont irréguliers et souvent ont la forme d'une calotte convexe vers la lumière (fig. LIV). Ils sont très chromatophiles, leurs granulations sont denses. Un nucléole existe.

Chez la jeune imago, le cytoplasme est éosinophile et contient des vacuoles dans lesquelles se trouvent des inclusions chromatiques (fig. 11).

Chez l'imago âgée, le cytoplasme est très chromatophile, les vacuoles ne se distinguent plus, mais les inclusions chromatiques sont nombreuses et grandes. Vers la périphérie du tube, elles sont immenses, irrégulières, souvent en forme de bâtonnets (fig. LX).

Les produits d'excrétion (fig. 11 *ex*) constituent des boules plus ou moins arrondies et qui sur les préparations présentent une couleur brunâtre.

On trouve accolées (fig. LIV *x*) à la surface des tubes des cellules spéciales sur l'origine et la signification desquelles il est difficile de se prononcer ².



FIG. LIV. Coupe transversale d'un tube de Malpighi chez une imago âgée. $\times 350$.

1. Ne faudrait-il pas voir dans cette substance pâle une portion de cytoplasme rejeté et qui sera résorbé ensuite ? On voit en effet la lumière réapparaître plus tard et on peut supposer que la substance qui l'a oblitérée quelque temps, a été résorbée par les tubes mêmes. Cette expulsion présumée d'une partie de cytoplasme présente quelque analogie avec ce qui a été décrit chez la Galérine par POYARKOFF.

2. J'ai trouvé chez une larve active des cellules semblables en petit nombre dans la portion des tubes qui s'ouvrent dans l'intestin postérieur (fig. LXXX).

Certains auteurs ont décrit des éléments semblables chez quelques espèces et les ont considérés comme des cellules conjonctives ; mais cette interprétation ne convient pas aux autres chercheurs qui nient l'existence du tissu conjonctif chez les Insectes.

La signification de ces éléments reste encore à élucider.

En résumé, chez l'imago, les tubes de Malpighi sont au nombre de six, ils correspondent à la portion supérieure libre du même appareil chez la larve.

La portion persistante des tubes malpighiens après s'être débarrassée de sa basale en reforme une autre ; l'épithélium même est remanié sur place et donne l'épithélium imaginal, qui est un peu différent de celui de la larve. Le cytoplasme contient des inclusions chromatophiles qui n'existaient pas chez la chenille.

Les noyaux sont irréguliers et compacts, tandis qu'ils étaient ovulaires et pauvres en chromatine chez la larve.

Enfin, les produits d'excrétion qui présentaient la forme de cristaux réfringents, se montrent chez l'imago sous l'aspect de 'boules d'une substance compacte.

L'épithélium passe de l'état fonctionnel chez la larve à l'état fonctionnel chez l'imago par une période de repos, pendant laquelle sa fonction est complètement arrêtée et où sa structure caractéristique est altérée.

L'organe présente à un moment donné un aspect semblable à celui qu'offre, au début de sa métamorphose, la partie du même appareil destinée à disparaître. Dans les deux cas, la basale plissée est envahie par les leucocytes, l'épithélium est contracté, la bordure **en brosse** a disparu, la lumière est oblitérée. Mais tandis que les tubes contournés finissent par disparaître, ceux qui flottent librement dans la cavité générale persistent et se différencient en un organe définitif.

Je voudrais encore attirer l'attention sur la grande analogie qui existe entre la métamorphose des tubes de Malpighi de *Hyponomeuta* et celle de son appareil séricigène. Dans les deux cas, une portion du système disparaît par phagocytose leucocytaire ; celle qui persiste après avoir rejeté sa basale se différencie en un organe imaginal.

Dans les portions destinées à disparaître, les leucocytes se comportent de la même manière envers l'épithélium, ils s'infiltrant dans celui-ci et le digèrent sur place.

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN

Lépidoptères. D'après FRENZEL (1886), l'intestin moyen de l'*Ephestia Kuhniella* Loe ne subirait que des transformations très peu importantes. Les cellules épithéliales présentent le même aspect chez la larve, la nymphe et l'imago.

Suivant les observations de GANIN (1877), dans l'intestin moyen de *Lithocolletis populifera*, les cellules glandulaires caractéristiques sont rejetées. Leur réunion forme un corps allongé situé librement dans la lumière intestinale et non entouré d'une membrane cystique. Les cellules absorbantes persistent et réalisent par leur multiplication le renouvellement de l'épithélium.

GANIN a confondu les cellules absorbantes avec les cellules imaginaires.

CASAGRANDE (1888) a suivi l'évolution de l'intestin chez *Sericaria mori*. Les observations de cet auteur sont complètement erronées. Je ne ferai pas ici la critique de son travail qui n'a d'intérêt qu'au point de vue historique. Je dirai seulement que CASAGRANDE arrive à la conclusion que l'épithélium de l'intestin moyen larvaire rejeté est l'origine de l'intestin antérieur et postérieur. Voici d'ailleurs textuellement ce qu'il dit : « Frattanto ho ragione di trarre dalle mie osservazioni questa conseguenza :

« Che cioè l'epitelio dell' esofago e dell' intestino posteriore dell' insetto perfetta derive del l'epitelio dell' intestino medio, ed in tal caso nell' insetto a completo sviluppo l'epitelio esofageo e quello dell'intestino posteriore non sarebbero più produzioni ectoblastiche, come nella larva, ma sarebbero derivazioni del l'ipoblasto, come sappiano avvenire nell'embrione pel mesenterore. »

VERSION (1898) a étudié la métamorphose de l'intestin chez *Bombyx mori*.

Dans l'intestin moyen toutes les cellules possèdent la faculté de sécréter.

Les cellules ne dépassent jamais une période larvaire. Une desquamation épithéliale complète (vollständige Abschuppung) a lieu pendant chaque mue. L'épithélium rejeté est remplacé par une assise nouvelle née de la prolifération des *lentilles imaginaires* situées à la base de l'ancien épithélium.

Chez la larve prête à filer son cocon, l'épithélium sécrète d'une façon

particulièrement intense. Les cellules qui disparaissent au cours de cette sécrétion sont remplacées de la même façon que pendant la mue larvaire.

Au début de la nymphose, les lentilles imaginaires reconstituent un nouvel épithélium. VERNON voit la cause de cette dernière mue dans l'accumulation des jeunes éléments qui, recouverts par l'épithélium, ne peuvent gagner la surface pour y atteindre leur plein développement.

Chez *Bombyx*, le corps jaune n'est pas entouré par une enveloppe kystique.

DEGENER (1908) a fait une étude approfondie de la métamorphose de l'intestin chez *Malacosoma castrense*. L'auteur confirme en partie les observations de VERNON. L'épithélium larvaire est rejeté au début de la métamorphose, l'épithélium nymphal se forme aux dépens des cellules imaginaires. Ce dernier n'est pas expulsé : après quelques modifications de sa structure cytologique, il se transforme directement en un épithélium imaginal.

Les modifications observées ne sont pas de nature morphogénétique, elles sont en relation avec le changement de l'état fonctionnel des cellules épithéliales qui, périodiquement, entrent en sécrétion. Cette sécrétion se répète plusieurs fois pendant la nymphose.

Voici comment s'exprime DEGENER au sujet de l'absence de la mue nymphale de l'épithélium intestinal¹ :

« En supposant (ceci ne s'appliquant pas à tous les Insectes) qu'une rénovation ait lieu à chaque mue, on peut admettre que l'absence de cette rénovation, telle qu'elle a été constatée chez *Malacosoma castrense* et autres Insectes, soit un fait secondaire. »

Mais depuis, et à la suite des observations de BRAUN, DEGENER a changé d'opinion. Il s'exprime ainsi (1911) :

« La régénération périodique de l'épithélium intestinal fait ici (*Deilephila*) défaut. On ne peut donc conclure du seul fait de la double mue cuticulaire de la nécessité d'une double mue épithéliale, cette dernière n'intervenant point au moment des mues larvaires. L'absence d'un épithélium nymphal n'est donc point ici un fait secondaire² ».

M. BRAUN (1912) a suivi l'intestin moyen chez *Deilephila euphorbiae* L.

1. « Unter Voraussetzung dass bei jeder Häutung die Erneuerung des Mitteldarmepithels stattfindet (eine Voraussetzung die keineswegs für alle Insekten zutrifft) musste der Ausfall einer dieser Abstossungen wie er bei *Malacosoma castrense* und anderen Insekten konstatiert wurde, als sekundär angesehen werden. »

2. « Die periodische Regeneration des Mitteldarmepithels fehlt hier also, und daher würde allein aus der Tatsache der zweimaligen Häutung des Körpers während der Nymphose nicht folgen, dass eine zweimalige Abstossung des Mitteldarmepithels stattfinden müsse, da eine solche hier ja an der Hand der Larvenhäutung überhaupt nicht erfolgt, das Fehlen der Puppenepithels wäre dann hier natürlich kein sekundäres. »

et *Hyponomeuta evonymella* L. L'épithélium n'est pas rejeté au moment des mues larvaires.

Je dirai encore quelques mots sur une particularité qui a été constatée chez quelques Insectes autres que les Lépidoptères.

DEEGENER (1904) a observé chez *Cybister Roeselii* l'existence d'un épithélium nymphal qui, suivant l'auteur, correspond à l'épithélium fonctionnel de la nymphe active de l'Insecte ancestral.

RUSS (1908) a vu que chez *Anabolia laevis*, à la suite d'une mue nymphale typique, une partie de l'épithélium passe à l'imago, tandis qu'une autre ($1/3-2/8$) est expulsée avec sa basale, sa musculature et son tissu conjonctif. Russ interprète cette portion rejetée comme un épithélium nymphal.

PÉREZ (1910), chez *Calliphora*, interprète comme épithélium nymphal, le tissu réticulé qui s'insinue à la base de l'assise larvaire; celui-ci est immédiatement rejeté par l'épithélium imaginal.

Chez les Fourmis, PÉREZ (1903), les cellules de remplacement donnent naissance à un épithélium qui deviendra directement l'épithélium imaginal, non sans avoir éliminé un grand nombre de ses cellules. L'auteur considère avec DEEGENER ces chutes sporadiques comme un vestige de l'ancienne mue nymphale.

Chez la Galeruque, d'après POYARKOFF (1910), l'épithélium larvaire de l'intestin moyen est rejeté *in toto*, la basale comprise; il se forme un épithélium nymphal provisoire aux dépens des cellules dérivées de la face postérieure de la valvule œsophagienne; cet épithélium provisoire est remplacé par un épithélium imaginal définitif formé aux dépens d'une partie des cellules « dérivées de la valvule œsophagienne larvaire ». POYARKOFF regarde l'épithélium nymphal comme une formation purement cœnogénétique.

La question des cellules imaginales nous retiendra encore un moment.

Ce sont pour KOROTNEFF (1885) (qui plus tard a lui-même abandonné cette opinion), ANGLAS (1898, 1900), BERLESE (1899, 1901), DOCTERS VAN LEEUVEN (1908), des cellules migratrices qui, au cours de la vie larvaire, viendraient, après avoir traversé la basale, s'annexer aux cellules larvaires.

Ce sont, d'après ANGLAS (1904), les cellules trachéennes qui viendraient s'insinuer à la base de l'épithélium et y constitueraient les cellules imaginales.

Pour GANIN (1876), les petites cellules proviennent de la division de grandes cellules épithéliales (cellules absorbantes).

Pour RENGEL (1896), KARAWAIEW (1898), CH. PÉREZ (1902, 1911), DEEGENER (1900, 1904, 1907), RUSS (1908), POYARKOFF (1910), BRAUN (1912), ce sont des cellules sœurs des éléments de l'épithélium larvaire restées à l'état embryonnaire.

Les adeptes de la théorie de l'origine épithéliale des cellules de remplacement admettent la multiplication caryocinétique des imaginales, mais il ne leur a pas été toujours donné de constater ce fait chez les jeunes larves.

C'est ainsi que DEEGENER (1909), chez *Deilephila euphorbiae*, pendant et après la mue, DUNNOUGH (1909) (cité par BRAUN), chez *Chrysopa perla*, après la mue, constatent que les cellules imaginales sont beaucoup plus nombreuses. Mais ces auteurs, de même que VERNON, n'ont pu trouver des figures caryocinétiques correspondant à cette multiplication.

BRAUN (1912) a trouvé des figures caryocinétiques au moment de la première mue chez *Deilephila euphorbiae*, il n'a pu les constater chez *Hypnometia evo ymella*.

Signalons que DOCTERS VAN LEEUVEN (1908) a rencontré une cellule imaginale en voie de division caryocinétique chez une jeune larve d'*Iso-soma graminicola* Giraud, mais il croit qu'il s'agit là d'une cellule migratrice venue du dehors ¹.

Je vais passer maintenant à la description de l'intestin moyen de la larve de *Hyponomeuta padella*. C'est un sac ovoïde (fig. I i) occupant chez les jeunes individus à peu près la moitié du corps de l'animal. Il est constitué par une couche épithéliale et une couche musculaire. La musculature est peu développée ; elle comprend des fibres annulaires intérieurement et longitudinales extérieurement, réunies entre elles par un réseau lâche.

L'intestin présente des plis longitudinaux et transversaux, ces derniers fort prononcés. Il contient deux sortes d'éléments, les uns hauts et cylindriques, les autres évasés et caliciformes (fig. LV).

S'agit-il ici d'un épithélium dimorphe ou simplement homomorphe, dont les cellules se trouveraient à des stades différents de sécrétion ? Je ne m'engagerai pas dans cette discussion, ceci n'ayant pas grande impor-

1. « Die imaginalen Mitteldarmzellen entstehen aus Vanderzellen, welche zwischen den Muskelzellen hindurch kriechen und sich an die larvalen Zellen anschmiegen. »

tance au point de vue de cette étude; je me bornerai ici à décrire l'épithélium tel qu'il se présente chez une larve d'âge moyen.

Vers l'extérieur, l'épithélium possède une basale, cependant celle-ci peut manquer par endroits (fig. LV). Il se peut que ceci provienne d'un accident technique; sous l'influence des réactifs, l'intestin souvent se rétracte et s'éloigne un peu de sa musculature qui entraîne avec elle la basale. Là où la musculature touche l'épithélium, la basale est distincte.

Sur la face regardant la lumière, l'épithélium porte un plateau strié¹ partant d'une ligne nettement chromatique.

Le cytoplasme des cellules (*e*) est très chromatophile. Dense à la base des cellules, il peut présenter une structure fibrillaire ou parfois un réseau à mailles très serrées. Les mailles deviennent de plus en plus lâches au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la basale; au voisinage du plateau elles contiennent des gouttelettes d'une substance pâle.

Les noyaux, le plus souvent ovoïdes, se trouvent vers le milieu de la cellule. Sur les préparations, ils se montrent entourés d'une vacuole sans doute provoquée par les réactifs.

La chromatine nucléaire est très condensée: on ne perçoit pas de nucléole.

Les cellules caliciformes (*c*) sont isolées ou groupées; on peut en compter jusqu'à sept côte à côte.

Une vacuole immense contenant une substance claire remplit la plus grande partie ou même presque la totalité de la cellule. Le noyau plus petit que celui des cellules cylindriques, de forme triangulaire, est logé profondément dans la cellule, juste au-dessous de la vacuole, parfois il est repoussé par celle-ci et vient se placer sur un des côtés de la cellule.

Enclavés parmi les cellules de l'épithélium intestinal, se trouvent de petits éléments chromatophiles (*i*). Ce sont les cellules imaginaires qui ultérieurement serviront à la régénération de l'intestin nymphal.

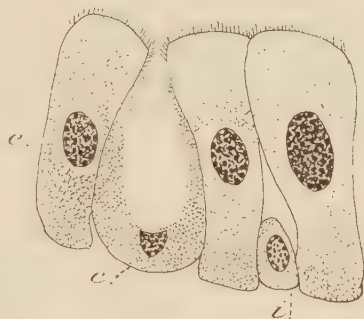


FIG. LV. Cellules épithéliales de l'intestin moyen chez une larve d'âge moyen. *e*, cellules cylindriques; *c*, cellules caliciformes; *i*, cellules imaginaires. $\times 100$.

1. ANGLAS a méconnu la signification du plateau strié. Il dit :

« Sur ces dernières (Abeilles) ainsi que sur les Frelons, nous avons remarqué une disposition particulière de la chitine; ce sont des stries perpendiculaires à la surface libre; il semble que la chitine soit sillonnée de canalicules courts et nombreux permettant mieux des échanges nutritifs ou excréteurs.

La description que je viens de faire de l'intestin de la larve d'âge moyen nous aidera à interpréter plus facilement les coupes chez la toute jeune chenille où l'épithélium présente certaines complications. Cette étude est pour nous, au point de vue où nous nous plaçons, d'un intérêt tout particulier.

La figure LVI nous montre une portion d'épithélium intestinal d'une larve un peu après sa sortie du sommeil hivernal, et n'ayant pris qu'une faible quantité de nourriture.

La basale (*b*) très résistante à ce stade est d'une grande netteté et se

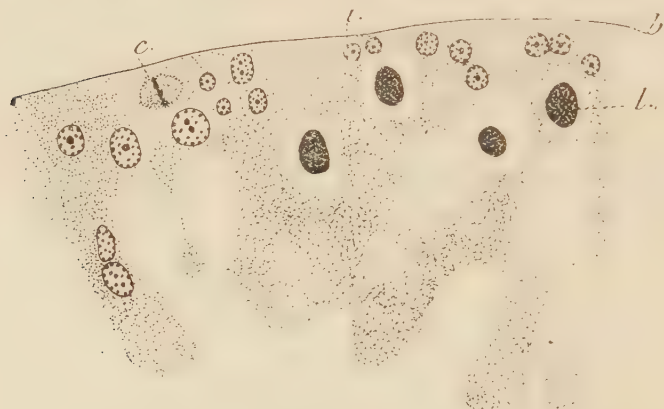


FIG. LVI. Épithélium de l'intestin moyen chez une chenille à peine sortie de son sommeil hivernal. *b*, basale; *L*, noyau larvaire; *i*, noyau de remplacement; *c*, caryocinèse. Coupe longitudinale. $\times 800$. Pour comparer les éléments représentés sur cette figure avec ceux de fig. LV, il faudrait tourner ce dessin de manière que la basale (*b*) soit à la partie inférieure du dessin.

retrouve toujours continue sur les préparations. Le plateau strié n'est pas distinct. Le cytoplasme présente des saillies irrégulières sur la face avoisinant la lumière dont il est séparé par une cloison épaisse qui est

la membrane péritrophique (cette dernière n'est pas représentée sur la figure).

Les limites cellulaires ne sont pas visibles; l'épithélium présente un état syncytial dans lequel, cependant, on peut reconnaître les mêmes éléments que dans l'épithélium en plein développement.

Le cytoplasme chromatophile, finement granuleux, présente de place en place un réseau délicat. Il renferme de volumineuses vacuoles remplies d'une substance claire et appartenant aux éléments caliciformes.

Les noyaux ovalaires et à chromatine très compacte, sont entourés d'une vacuole et situés à des niveaux différents.

On rencontre en outre d'autres noyaux (*i*) dans le voisinage de la basale. Ce sont des éléments embryonnaires que nous avons trouvés sous forme de cellules individualisées dans l'épithélium de la larve adulte (fig. LV *i*).

Ces noyaux sont petits, mais parfois atteignent la même taille que les noyaux larvaires, ils en diffèrent toujours par leur faible colorabilité : Leur chromatine condensée en granulations petites et espacées, tranche sur le fond légèrement éosinophile du suc nucléaire. Il existe un nucléole, il y en a quelquefois deux. Ces éléments de remplacement se trouvent en quantité chez les jeunes larves, ils sont isolés ou groupés. Ils se multiplient activement. Les figures caryocinétiques (fig. LVI c) se rencontrent tout le long de l'épithélium ; elles sont cependant plus fréquentes aux deux extrémités de l'intestin, c'est-à-dire au voisinage de l'intestin antérieur et postérieur.

DEEGENER (1911) ne croit pas que l'intestin moyen puisse s'accroître dans les intervalles des mues. Il dit : « Wohl ist es möglich dass das Mitteldarm ursprünglich kontinuierlich von den Häutungen wuchs. Aber Vorder und Hinterdarm können nur nach Abstossung der Intima wachsen und dies periodische Wachstum hat der Mitteldarm nachweislich angenommen. »

Or, un fait que j'ai pu constater est celui-ci : les divisions indirectes des imaginaires se poursuivent non seulement au moment des mues, mais également à l'état actif de la larve. La figure LVI se rapporte justement à un de ces cas.

J'ai trouvé des figures caryocinétiques chez une toute jeune larve et chez une larve demi-adulte. Dans les deux cas l'intestin était rempli de produits ingérés et la sécrétion de la nouvelle cuticule n'avait pas encore commencé.

Ce fait montre que les déductions de DEEGENER ne s'appliquent point à *Hyponomeuta padella*. BRAUN a également observé que chez *Hyponomeuta evonymella* la prolifération a lieu dans les intervalles des mues. Cependant il n'a jamais pu voir des figures caryocinétiques.

Le cas de *Hyponomeuta* peut se rapprocher de celui de *Tenebrio molitor* (RENGEL 1896)¹. Mais chez *Tenebrio* la prolifération de petites cellules a lieu pendant toute la durée de la vie larvaire. Chez *Hyponomeuta*, j'ai observé des caryocinèses au premier et deuxième stade larvaire. Peut-être chez les chenilles plus âgées la prolifération est-elle exclusivement localisée à la période des mues.

1. D'après RENGEL les petites cellules qui correspondent aux cellules mères de l'épithélium (Mutterzellen des Epithels de Frenzel), prolifèrent toujours activement.

Des cellules filles qui résultent de cette multiplication, la plus distale devient elle-même une cellule mère, tandis que l'autre se transforme en cellule épithéliale proprement dite.

Nous avons vu (p. 123) que si les auteurs sont d'accord sur le rôle que jouent les petits éléments dans l'édification du futur épithélium nymphal, ils ne le sont pas quant à l'origine de ces éléments.

En présence de ces opinions différentes, il me paraît intéressant de préciser la situation des cellules de remplacement chez *Hyponomeuta*. Chez les toutes jeunes larves, où il ne peut encore être question de métamorphose, on les (*i*) distingue à l'intérieur même de l'épithélium et nettement isolées de l'extérieur par une basale rigide (fig. LVI *b*). Vu la présence de cette dernière, on ne peut admettre que des éléments étrangers aient pu la traverser pour immigrer dans l'épithélium. Aucun doute ne peut donc exister quant à l'origine épithéliale de ces cellules.

Ce ne sont pas toutes les cellules de remplacement qui serviront à la reconstitution de l'épithélium nymphal ; un certain nombre d'entre elles sont utilisées pendant la vie larvaire même. On trouve en effet parfois des noyaux imaginaires au même niveau que les noyaux larvaires. J'ai pu observer ce fait surtout chez les jeunes chenilles et aux endroits où tous les noyaux sont plongés dans un syncytium commun (fig. LVI). Cette transformation des éléments de remplacement en éléments fonctionnels explique peut-être pourquoi les imaginaires se rencontrent chez des larves d'âge moyen en nombre plus restreint que chez les jeunes chenilles.

J'ai voulu vérifier si un phénomène analogue à celui que VERNON a décrit chez *Bombyx mori* a lieu chez les Tinéides. VERNON, comme nous l'avons vu, a constaté chez la larve, peu avant chaque mue, l'usure complète de l'épithélium intestinal et son expulsion périodique (voir p. 121).

J'ai eu l'occasion d'étudier à ce point de vue des larves d'*Hyponomeuta padella* et de *Gracilaria syringella*, mais je n'ai pas pu constater un rejet de l'épithélium intestinal. On rencontre bien dans la lumière intestinale des chenilles de *Gracilaria* des cellules épithéliales, mais leur apparition ne coïncide pas avec la mue et doit être considérée comme un simple mode de sécrétion épithéliale, signalé par VERNON même et fréquent chez un grand nombre d'Insectes.

Nous allons maintenant étudier la *métamorphose de l'intestin moyen* chez *Hyponomeuta*. Pendant la dernière mue larvaire, la poussée des imaginaires est très considérable et elle aboutit à la formation d'un manchon continu de cellules plates disposées à la base de l'épithélium. Peu après la dislocation de l'épithélium commence. On voit apparaître à sa

base, ou plutôt à la limite de la couche ancienne et de la nouvelle, de nombreuses vacuoles de formes et de dimensions variées (fig. LVII)¹.

L'existence de ces vacuoles et la déchirure des parois qui les forment facilitent l'expulsion de l'épithélium intestinal. Ce phénomène ne s'effectue pas en même temps aux différents niveaux de l'intestin et on peut suivre les étapes successives sur le même animal. La figure LVII nous montre justement le commencement de ce phénomène.

L'expulsion de l'intestin moyen se fait chez les Tinéides de la même façon que chez *Malacosoma castrens*: (DEGENER)²; dans les deux cas des vacuoles apparaissent à la limite de l'intestin larvaire et nymphal.

Pendant ce temps, l'épithélium larvaire a déjà perdu ses affinités pour les teintes chromatiques, il est devenu éosinophile. On remarque, par-ci par-là, des interstices cellulaires (l). Deux sortes de noyaux se distinguent. Ceux qui se trouvent du côté du plateau strié sont grands et un peu déformés. Les noyaux basilaires plus petits que les précédents sont en même temps plus réguliers (fig. LVII).

Après l'expulsion complète de l'intestin larvaire, celui-ci reste séparé de l'épithélium nouveau par une masse d'une substance homogène et non colorable. Je n'ai pas vu de membrane entourant l'intestin expulsé.

Durant la nymphose, l'intestin larvaire perd sa différenciation et se transforme peu à peu en constituant la masse compacte du corps jaune. Celui-ci sera expulsé par l'imago au moment de son éclosion.

Voyons maintenant ce qui se passe dans l'épithélium nouveau. Chez

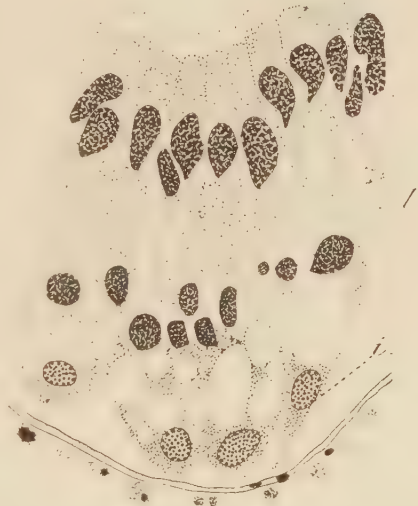


FIG. LVII. Portion de l'intestin moyen chez une larve au début de la métamorphose. i, épithélium nouvellement formé; l, épithélium larvaire en train de se détacher. Coupe transversale. $\times 1000$.

1. Chez tous les Insectes homéotélobes étudiés, l'épithélium définitif résulte de la prolifération des petites cellules imaginales placées à la base des éléments larvaires.

Chez la Galéruque, POYARKOFF (1910) a décrit un processus aberrant. Les cellules larvaires dégénèrent et sont digérées par les cellules de remplacement qui, elles-mêmes, sont ensuite englobées par d'autres petites cellules restées inactives jusqu'à ce moment. Il y a ainsi une autodigestion.

2. Chez *Cybister*, *Tenebrio*, *Musca*, *Bombyx*, chez les *Trichoptères*, etc., l'expulsion de l'épithélium larvaire est due seulement à la contraction de la couche musculaire.

la larve inactive et pendant les premières heures après la mue nymphale, les cellules gardent leurs vacuoles, puis celles-ci disparaissent.

Les cellules s'accroissent. Suivant leur état fonctionnel, les cellules se présentent sous des aspects différents. Au repos (fig. LVIII c), elles sont rectangulaires et présentent un plateau strié bien net. Les noyaux ovales sont clairs, la chromatine est condensée en un petit nombre de grosses granulations. Le cytoplasme éosinophile est condensé à la base de la cellule ; au-dessus du noyau il montre des mailles plus ou moins lâches.

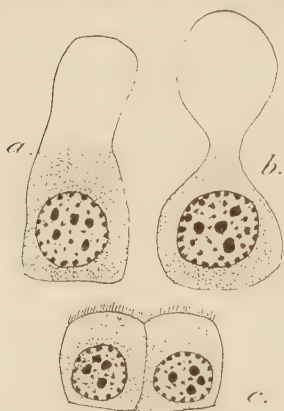


FIG. LVIII. Quelques cellules épithéliales d'une chrysalide à peine muée. c, cellules au repos ; a, b, cellules en train de sécréter. $\times 1150$.

Avec ces cellules au repos, on en trouve de nombreuses en sécrétion. Elles présentent alors des formes variées. La figure LVIII nous montre deux de ces cellules. Le cytoplasme s'arrête à un certain niveau et la portion

enflée de la cellule est remplie par la substance sécrétée (a). On rencontre dans la lumière des boules éosinophiles, produits de sécrétion des cellules épithéliales.

Au deuxième jour après la mue nymphale, la sécrétion cesse, le plateau strié n'est plus distinct.

Les petites cellules imaginales abritées à la base de l'épithélium sont encore peu nombreuses, elles commencent à proliférer. J'ai trouvé des figures caryocinétiques chez les nymphes âgées de trois jours (fig. LIX).

Les cellules de remplacement augmentent beaucoup de nombre. Chez les nymphes de six et sept jours dont l'épithélium intestinal n'a pas encore acquis sa nouvelle basale, elles débordent dans la cavité générale (fig. LXI). C'est ce stade qui pourrait paraître démonstratif aux parti-

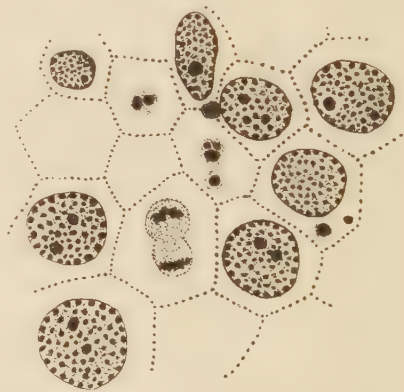


FIG. LIX. Coupe rasante de l'épithélium intestinal d'une nymphe de trois jours, montrant une caryokinèse d'un élément de remplacement et des boules d'épuration. $\times 1150$.

sans de l'origine exogène de ces éléments et d'autant plus que l'on rencontre en ce moment de nombreux éléments migrants entre l'épithélium

et la musculature. Cependant, après avoir suivi la multiplication de ces cellules à l'intérieur même de l'épithélium, on ne peut regarder cette relation avec la cavité générale que comme un fait secondaire et passager.

Un phénomène particulier s'observe encore dans l'épithélium intestinal. Les noyaux des cellules épithéliales ont leur chromatine disposée en granulations bien distinctes. Certaines de ces granulations sont plus grandes que les autres : elles proviennent de la réunion de plusieurs petites (fig. LIX). Les boules chromatiques sont rejetées vers la base de la cellule et s'y entourent immédiatement d'une portion de cytoplasme chromatophile (fig. LX). On peut les observer plus rarement dans la portion supérieure de la cellule. Ces amas se rencontrent dans tout l'épithélium. C'est chez les nymphes de trois jours qu'elles sont le plus fréquentes, mais on les trouve également, quoique en nombre moindre, jusqu'au septième jour de la vie nymphale.

Les éléments rejetés sont généralement sphériques et de taille variable. Une boule peut contenir plusieurs granulations, ou bien ces granulations peuvent se réunir en un seul gros amas chromatique.

Ces corps sont rejetés hors de la cellule, dans l'interstice se trouvant limité par l'épithélium et la musculature ; ils y sont phagocytés par les leucocytes qui abondent à ce stade dans le voisinage de l'intestin.

Nous sommes ici encore une fois en présence d'un processus d'épuration (voir p. 88).

Chez une nymphe de trois jours que j'ai examinée, l'intestin avait une disposition particulière. La figure LX nous montre une portion de cet épithélium. Il présente des renflements dirigés vers la cavité générale. Le cytoplasme assez dense dans les renflements s'évanouit presque en s'approchant de la lumière, celle-ci étant limitée par une mince bordure du protoplasma finement granuleux. Les noyaux après coloration à l'hématoxyline ferrique ont leur chromatine disposée en plusieurs gros amas irréguliers.



FIG. LX. Coupe longitudinale de l'épithélium intestinal chez une nymphe de trois jours. *d.*, boules d'épuration. $\times 1000$.

C'est dans les saillies que se trouvent en masse les produits d'épuration. J'y ai également rencontré des amas particulièrement gros. S'agit-il là d'une dégénérescence des noyaux entiers ? Peut-être. En tout cas celle-ci n'est pas très répandue. Je n'ai pas trouvé, chez d'autres nymphes, d'aspects analogues.

A partir de la quatrième journée, l'épithélium commence à devenir de plus en plus régulier. Les cellules s'accroissent en hauteur, elles deviennent cylindriques. Vers la cinquième journée, on voit apparaître dans la portion supérieure de la cellule des amas d'une substance pâle



FIG. LXI. Coupe longitudinale de l'épithélium intestinal chez une nymphe de sept jours. Les cellules cylindriques contiennent des amas d'une substance pâle. La basale n'est pas encore apparente. Les cellules de remplacement, z, font saillie dans la cavité générale. $\times 1000$.

dans laquelle on distingue par-ci par-là quelques granulations plus fortement éosinophiles (fig. LXI).

Ces produits de sécrétion cellulaire seront rejetés dans la lumière intestinale. Les périodes de sécrétion se renouvellent plusieurs fois.

Le plateau strié apparaît vers la huitième journée ; à l'état imaginal il est plus développé que chez la larve. En même temps la basale se reconstitue brusquement et l'épithélium se met en rapport avec la nouvelle musculature.

L'intestin se plisse transversalement. Dans l'épithélium les cellules accolées les unes aux autres laissent entre elles de place en place un interstice (fig. LXVIII m). Ces espaces intercellulaires disparaissent plus tard pour réapparaître chez l'imago âgé.

Les cellules de remplacement se sont beaucoup multipliées. A l'état définitif, on les rencontre nettement séparées de l'extérieur par une basale. Elles se trouvent alors tout le long de l'épithélium rarement isolées, le plus souvent par îlots formés de deux, trois, quatre, cinq, six, sept éléments. Chez les nymphes âgées et chez les imagos, lorsqu'un élément fonctionnel est rejeté dans la lumière, on les voit venir occuper la place laissée libre.

Chez l'imago, l'épithélium continue à sécréter.

En résumé : l'intestin moyen de *Hyponomeuta* et de *Gracilaria* ne présente point de mues larvaires épithéliales consécutives aux mues cuticulaires. Mes observations confirment à ce point de vue celles que

BRAUN a fait pour *Deilephila* et pour *Hyponomeuta evonymella*. Les faits décrits par VERNON (voir historique) restent donc encore isolés chez les Lépidoptères.

Les cellules de remplacement sont sœurs des cellules épithéliales fonctionnelles de la larve restées à l'état embryonnaire. Les figures de la division indirecte (fig. LVI) rencontrées chez les toutes jeunes larves montrent bien que ces éléments se multiplient pour leur propre compte. La prolifération mitotique se poursuit aussi bien au moment des mues que dans leurs intervalles pendant la vie active de la larve.

Pendant la dernière mue larvaire, la prolifération est particulièrement intense, elle aboutit à la formation d'un épithélium nymphal.

L'isolement de l'épithélium larvaire se fait par déchirure des parois des vacuoles situées à la limite de l'intestin larvaire et nymphal.

La basale disparaît ; elle se reformera vers la fin de la nymphose.

Les cellules de remplacement prolifèrent pendant la nymphose, mais elles ne reconstitueront point une assise continue. L'épithélium nymphal n'est pas rejeté.

Les cellules sécrètent pendant le premier jour de la nymphose, puis cette sécrétion cesse pour reprendre vers le septième jour après la mue nymphale.

Durant l'arrêt de la sécrétion, les cellules épithéliales expulsent une portion de leur substance. Par suite de cette épuration, la structure intime des éléments est changée.

La métamorphose de l'intestin moyen de *Hyponomeuta* présente certaines analogies avec celle de *Malacosoma castrense* (DEGENER). Cependant, chez cette dernière espèce, les modifications ne sont en rapport qu'avec la fonction sécrétrice des cellules.

DEGENER s'exprime ainsi en parlant de *Malacosoma* : « Die beobachtenden Veränderungen sind nicht morphogenetischen Natur, sondern stehen im Zusammenhang mit dem wechselnden Funktionszustand der Mitteldarmzellen... »

Il y a chez *Hyponomeuta* un degré de plus. Aux modifications provenant de la fonction sécrétrice s'ajoute le rejet par les cellules d'une portion de leur substance. Si le même épithélium persiste au point de vue morphologique, sa constitution intime est cependant modifiée par le fait même de cette expulsion. Nous trouvons ici un fait analogue à celui que nous avons constaté pour l'hypoderme de *Hypo-*

nomeuta. De même que l'hypoderme, l'épithélium n'est pas absolument identique avant et après son épuration.

On peut considérer l'épithélium intestinal avant son épuration comme correspondant à l'intestin de la nymphe, et après, comme réalisant l'intestin de l'imago.

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR

La métamorphose de l'intestin antérieur a été décrite chez *Bombyx mori* (VERSION, 1905) et chez *Malacosoma castrense* (DEGENER, 1908).

Chez ces deux Lépidoptères, l'épithélium de l'intestin antérieur de la larve persiste et se transforme en l'épithélium définitif.

La prolifération est peu intense dans l'anneau imaginal chez *Bombyx* et chez *Malacosoma* où elle n'aboutit qu'à l'augmentation du nombre d'éléments de la valvule même. Le jabot suceur fait défaut chez *Malacosoma*. Chez *Bombyx mori* (VERSION), il est constitué par l'épithélium œsophagien préexistant. Pendant les premiers jours de la nymphose, la paroi dorsale de l'œsophage subit une dilatation progressive qui se traduit par une sorte de hernie; son épithélium continue à s'amincir.

Les cellules, sans augmenter de nombre, mais par le seul effet de leur élargissement, suffisent à former la paroi du jabot suceur.



FIG. LXII. Schéma montrant une coupe longitudinale de l'intestin antérieur. *b*, cavité buccale; *p*, pharynx; *o*, œsophage; *m*, intestin moyen; *i*, anneau imaginal.

Voyons maintenant comment se présente l'intestin antérieur de la larve de *Hyponomeuta padella*. Il est constitué de la façon suivante (fig. LXII) :

A la cavité buccale (*b*) fait suite le pharynx (*p*) prolongé par l'œsophage (*o*). Celui-ci, après avoir traversé le collier nerveux, s'élargit énormément et constitue une sorte de jabot. La portion terminale de l'œsophage pénètre assez profondément dans l'intestin moyen et après s'être replié sur elle-même, se réunit à l'épithélium de celui-ci par son anse

ascendante. A la limite de l'intestin antérieur et moyen se trouve un *anneau imaginal* (*i*) qui jouera un rôle important dans l'évolution ultérieure de l'intestin antérieur.

La cavité buccale a la forme d'un entonnoir; on y suit les passages entre les cellules hypodermiques proprement dites et les cellules épithéliales.

La portion terminale de la cavité buccale présente en coupe transversale une section quadrangulaire, la figure LXIII nous en montre un fragment.

La basale fait défaut. Les cellules sont bien délimitées. Leur surface regardant la lumière est plane, celle qui est tournée du côté de la cavité générale est bombée. Les noyaux sont plus



FIG. LXIII. A, Épithélium de la partie postérieure de la cavité buccale. Coupe transversale. Larve d'âge moyen. $\times 700$. — B, Épithélium de l'œsophage d'une larve d'âge moyen. $\times 700$.

ou moins arrondis, leur chromatine est assez dense. Le cytoplasme est légèrement chromatophile, il manque parfois sur une petite zone entourant le noyau. L'intima (*i*) épaisse est formée de plusieurs couches, celle qui avoisine la lumière est plus chromatophile que les autres. L'insertion des muscles dilateurs du pharynx sur la couche externe de l'intima se voit très nettement sur les coupes.

Le pharynx (fig. LXIV) présente des plis longitudinaux; ses éléments sont plus hauts et plus volumineux que ceux de la cavité buccale (comparer fig. LXIII A et fig. LXIV).

La basale n'existe pas. Les limites cellulaires sont bien nettes. Les noyaux ovalaires se présentent sur la préparation comme des vésicules claires à granulations dispersées ou plus souvent réunies au centre. Le

cytoplasme est chromatophile et dense. L'intima épaisse porte des crochets. La lumière est très petite; je l'ai toujours trouvée, vide de particules alimentaires. La musculature est formée par des fibres longitudinales internes et des fibres circulaires externes.

Dans l'œsophage, l'épithélium s'aplatit beaucoup. Les plis longitudinaux et transversaux sont nombreux, mais peu accentués. Il n'y a pas de limites cellulaires; les éléments sont très espacés, souvent ils débordent dans la lumière. Les noyaux sont beaucoup plus petits que dans le pharynx. L'intima est plus mince que dans le pharynx et ne porte pas de

crochets. La lumière est énorme (fig. LXIII).

Il y a deux couches musculaires qui ici sont peu développées.

Les figures LXIII-LXIV nous montrent ces différentes portions de l'épithélium de l'intestin an-

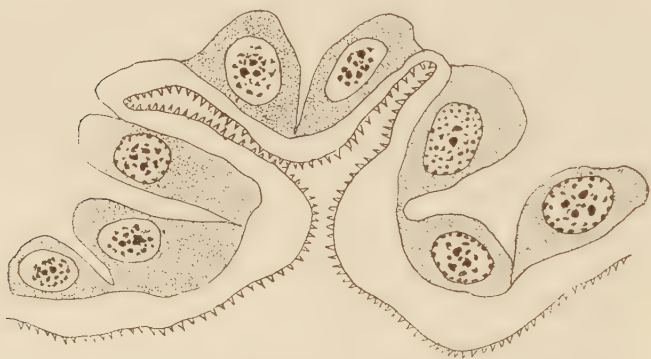


FIG. LXIV. Épithélium pharyngien chez une larve d'âge moyen. Coupe transversale.
× 500.

térieur, dessinées à la même échelle et nous permettent de nous rendre compte des différences de dimension de leurs éléments.

La portion terminale de l'œsophage est invaginée dans l'intestin moyen; elle est suivie de sa musculature.

Dans la valvule, les éléments sont moins espacés et un peu plus grands que dans l'œsophage. Enfin l'anneau imaginal est représenté par un coussinet à noyaux très petits et baignants dans un cytoplasme commun. Celui-ci est très chromatophile et montre un réseau à mailles fines. La basale existe.

Je remarquerai encore que, entre les replis de la valvule, on rencontre sporadiquement des leucocytes, mais ceux-ci n'ont aucune relation avec l'épithélium même.

La métamorphose débute par l'augmentation du nombre d'éléments de l'anneau imaginal.

Le détachement de l'intima ne se fait pas partout simultanément. Chez une chenille en train d'expulser son intestin moyen, l'intima est

intacte dans la cavité buccale, dans le pharynx et dans l'anneau imaginal, tandis que dans l'œsophage elle est déjà rejetée dans la lumière.

Chez la larve immobilisée, les modifications survenues dans la cavité buccale et le pharynx sont de peu d'importance.

L'épithélium a encore gardé son plissement caractéristique, mais il est maintenant plus aplati qu'il ne l'était chez la larve active. Les noyaux sont moins réguliers et plus denses.

Dans l'œsophage les changements sont plus considérables. L'épithélium s'est beaucoup rétréci ; la section transversale de la lumière ne mesure plus que le tiers de la dimension primitive.

Les limites cellulaires sont très nettes à présent (fig. LXV). La surface des éléments était bombée vers la lumière, elle est plate maintenant



FIG. LXV. A, cellules épithéliales de l'œsophage. Larve immobilisée. $\times 1000$.

FIG. LXVI. B, cellules épithéliales de l'œsophage. Jeune nymphe. $\times 1000$.

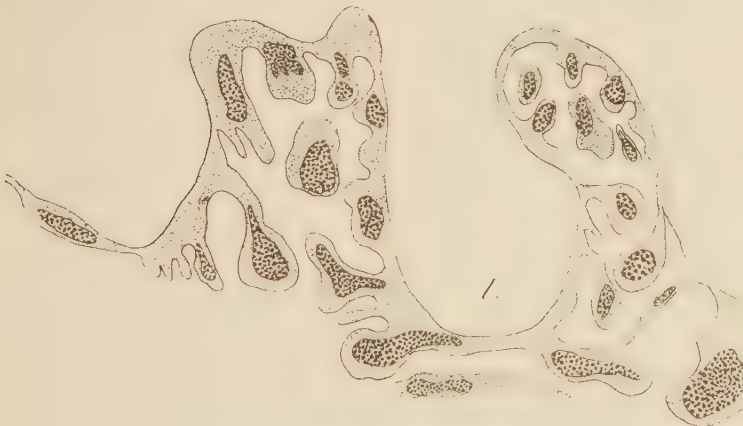


FIG. LXVII. Portion d'une coupe transversale de la valvule œsophagienne chez une larve immobilisée. $\times 400$.

de ce côté, de plus les cellules envoient vers la cavité générale des expansions nombreuses et irrégulières bordées d'une basale également plissée (b).

DEGENER a rencontré un aspect analogue chez *Malacosoma castrense*.

Sur une coupe longitudinale d'une larve prête à muer, j'ai trouvé, à côté des cellules à surface externe irrégulière, d'autres cellules dont cette surface était plane.

La valvule qui chez la larve active se trouvait invaginée dans l'intestin moyen s'est dévaginée, elle est située au voisinage de l'intestin moyen, mais en dehors de lui (fig. LXVIII *v*)¹.

Toute cette portion est ramassée sur elle-même. Elle forme une sorte de bourrelet qui obstrue en partie la lumière. En coupe transversale (fig. LXVII) elle montre des digitations faisant saillie dans la lumière, chacune étant formée de plusieurs cellules.

Dans ces sortes de poches, les cellules sont réunies par une couche cytoplasmique commune du côté de la lumière et sont libres sur leur face opposée. C'est en somme la même dis-



FIG. LXVIII. Coupe longitudinale d'une portion de l'épithélium intestinal pendant le premier jour après la mue nymphale. *o*, œsophage; *v*, valvule; *i*, anneau imaginal; *c*, caryocinèse; *m*, intestin moyen. $\times 400$.

position que l'on trouve dans l'œsophage proprement dit (fig. LXV) avec cette différence qu'au lieu d'être isolés, les éléments sont groupés (fig. LXVII). Les noyaux sont denses et de forme différente, souvent irréguliers.

1. Cette figure se rapporte à une jeune nymphe, mais peut nous donner une idée de la situation de la valvule chez la larve immobilisée.

Dans l'anneau imaginal les noyaux se sont beaucoup multipliés et ils sont situés à des niveaux différents. L'anneau se trouve déjà en relation avec l'épithélium de l'intestin moyen imaginal, mais un ruban cytoplasmique mince et unicellulaire le réunit encore à l'intestin larvaire. Cette réunion disparaîtra chez la nymphe.

Un peu avant la mue, l'intima larvaire s'est détachée tout le

long de l'intestin, elle est rejetée en dehors lorsque celle-ci se produit. A ce moment l'intima nymphale est déjà formée, elle est très mince et ne porte nulle part de crochets.

Chez la jeune nymphe, l'intestin s'est encore rétréci. Les différentes régions de l'intestin antérieur sont encore bien distinctes.

Dans la cavité buccale, les cellules font saillie vers la cavité générale. Les noyaux chromatiques sont de forme variée, souvent quadrangulaires.

Le pharynx présente des plis qui, cependant, sont beaucoup moins profonds que chez la larve. Les limites cellulaires se sont estompées.

C'est encore dans l'œsophage que les modifications sont les plus accentuées. L'épithélium (fig. LXVI) est beaucoup plus élevé qu'il ne l'était chez la larve (comparer fig. LXV et fig. LXVI). Les cellules ont presque entièrement rétréci leurs expansions du côté de la cavité générale (b); par contre elles débordent irrégulièrement dans la lumière. Sur la

face regardant la lumière le cytoplasme est assez dense, dans le reste de la cellule il présente un réseau à mailles lâches, il est vacuolaire; les noyaux mêmes sont parfois déformés par les vacuoles.

Dans la valvule nous pouvons noter encore quelques transformations. Chez la larve la section transversale était plus ou moins arrondie, elle



FIG. LXIX. Coupe longitudinale de l'épithélium pharyngien chez une nymphe de trois jours. Les cellules se multiplient par caryo-inèse. $\times 700$.



FIG. LXX. Coupe transversale de l'épithélium œsophagien chez une nymphe de trente-huit heures. r, noyau en chromatolyse. $\times 1130$.

présente maintenant une forme irrégulière. Les cellules sont disposées en une seule rangée, elles sont très hautes, sur la face opposée à la lumière, elles sont irrégulières, et envoient des prolongements (fig. LXVIII *v*) dans la masse musculaire au début de sa désagrégation. Il est souvent difficile de dire où finit la cellule épithéliale et où commence le muscle.

Au fur et à mesure que l'on s'approche de l'anneau imaginal, les cellules deviennent de plus en plus petites et quadrangulaires.

L'anneau imaginal (fig. LXVIII) à ce moment s'est un peu invaginé dans l'intestin moyen. Si l'on fait une coupe transversale à ce niveau, on rencontrera trois couches successives ; dans la plus profonde, on trouve

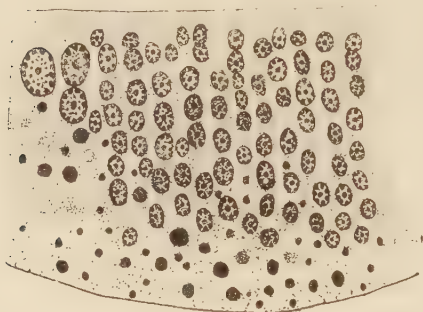


FIG. LXXI. Portion de l'anneau imaginal chez une nymphe de deux jours. Les éléments rejettent des produits de dégénérescence du côté de la basale. Coupe longitudinale. $\times 1000$.

de petites cellules quadrangulaires situées à des niveaux différents et autour d'une lumière à section triangulaire. Ce sont là des cellules de l'anneau imaginal qui se sont individualisées. Cette partie est recouverte par une autre dans laquelle les éléments baignent dans un cytoplasme commun, on y rencontre des figures caryocinétiques. Enfin le tout est entouré par l'épithélium de l'intestin moyen.

Vers la moitié de la première journée, l'intestin se rétrécit encore notablement ; ainsi le jabot ne mesure plus que le sixième de son volume larvaire. Son épithélium s'est aplati, la lumière est presque virtuelle.

Chez une nymphe de dix-huit heures, j'ai trouvé l'intima séparée de l'épithélium dans tout l'intestin. La lumière s'est un peu agrandie dans l'œsophage. Ses limites cellulaires disparaissent, l'épithélium par place proémine encore dans la lumière (fig. LXVIII *o*) et ailleurs il est déjà aplati (fig. LXX).

Dans la portion de l'intestin correspondant à la cavité buccale et au pharynx de la larve, les limites cellulaires persistent. Chez la nymphe de deux et trois jours, on rencontre dans cette portion de l'intestin des figures caryocinétiques (fig. LXIX).

La cellule qui se prépare à la division pénètre profondément dans l'épithélium, elle s'arrondit et s'agrandit.

Chez la chrysalide de trois jours, l'œsophage se présente comme un tube à deux faces planes (fig. LXX).

Dans la portion antérieure de l'œsophage, les noyaux sont encore assez espacés. Au fur et à mesure que l'on suit l'intestin, l'épithélium devient de plus en plus plat et les noyaux sont plus serrés, souvent ils arrivent à se toucher. Leur chromatine est disposée en granulations régulières, il existe un nucléole avec son nucléolule (fig. LXX).

Le cytoplasme granuleux contient par-ci par-là une petite vacuole. Des noyaux en chromatolyse (*r*) se trouvent tout le long de l'œsophage, ils sont cependant moins fréquents que dans l'intestin postérieur. On rencontre parfois au milieu d'une vacuole une grosse boule éosinophile, il s'agit là de la dégénérescence cytoplasmique.

Dans la valvule pylorique, les chromatolyses sont peut-être un peu plus fréquentes qu'ailleurs.

Dans l'anneau imaginal, un phénomène nouveau s'observe. Des granulations pycnotiques apparaissent en grande quantité dans les mailles du réseau cytoplasmique, elles se rencontrent généralement du côté de la basale (fig. LXXI). Je n'ai rencontré ces formations que pendant le deuxième jour de la nymphose.

DEGENER a constaté dans l'intestin antérieur de *Malocosoma castrense* des boules se colorant par fuchsine acide. Ces formations ne sont pas visibles dans les cellules mêmes, elles ne s'observent que lorsqu'elles sont évacuées dans la lumière.

POYARKOFF a observé chez *Galeruca* des boules plus ou moins grandes, très chromatiques, qui apparaissent entre l'intima et l'épithélium.

CH. PÉREZ a constaté chez *Calliphora*, du côté basal (cœlomique) de l'intestin de nombreuses dégénérescences pycnotiques. L'élimination des boules semble donc être un fait assez répandu.

Examinons maintenant l'intestin antérieur vers le début de la



FIG. LXXII. Figure schématique d'une portion de l'intestin antérieur à la fin du deuxième jour après la mue nymphale *d*, face dorsale de l'anneau imaginal, qui contribuera à la formation du jabot suceur du papillon ; *o*, œsophage ; *m*, intestin moyen.

deuxième journée après la mue nymphale. On voit que l'anneau imaginal ne se présente pas de la même manière sur les deux faces du corps (fig. LXXII). Du côté dorsal, on distingue un renflement dû à la présence d'un grand nombre d'éléments à ce niveau. Étudiés à un



FIG. LXXII. Figure mi-schématique d'une portion de l'intestin antérieur à la fin du deuxième jour après la mue nymphale : *d*, face dorsale de l'anneau imaginal, qui contribuera à la formation du jabot suceur du papillon : *o*, oesophage ; *m*, intestin moyen. $\times 225$.

fort grossissement, ces éléments montrent des cloisons cellulaires nettement dessinées. Sur une coupe transversale, on se rend compte de leur disposition en une seule couche cellulaire. C'est là l'indice du futur jabot suceur.

Les éléments de la face ventrale et ceux de la face dorsale, qui sont rapprochés de l'intestin moyen, restent non individualisés (certains d'entre eux continuent à se diviser ; j'ai rencontré à ce moment

plus souvent les caryocinèses sur la paroi ventrale que sur la dorsale) ; ils reformeront ultérieurement la valvule imaginale.

Pendant ce temps, les cellules de l'ancienne valvule changent d'aspect, elles s'étalent et s'aplatissent.

Vers le commencement de la quatrième journée nymphale, les cellules qui constituent l'épaississement dorsal se dévagent brusquement en

doigt de gant et dans ce mouvement elles entraînent avec elles quelques éléments voisins de l'ancienne valvule (fig. LXXIII).

Le cæcum ainsi formé est situé sur la face dorsale de l'intestin moyen qu'il suit dans toute sa longueur. Dès qu'il est dévaginé, il se présente avec ses caractères définitifs (fig. LXXIII *j*). L'épithélium qui le forme est très aplati, les limites cellulaires ne sont pas visibles, les noyaux sont très petits, sauf ceux qui se trouvent à la naissance du cæcum du côté dorsal ; ce sont justement les éléments qui proviennent des cellules de la valvule. L'intima très mince n'est visible qu'à un très fort grossissement (elle n'est pas dessinée sur la fig. LXXIII) ; elle porte des prolongements hyalins. Extérieurement, l'épithélium est bordé par une très mince couche musculaire ; les myoblastes qui l'ont formé étaient déjà apparents à la surface de l'anneau imaginal, ils ont suivi le jabot dans sa dévagination. Chez l'imago, le cæcum n'est pas un tube régulier, il présente de larges renflements auxquels succèdent des parties rétrécies (fig. LXXIV).

Tous les éléments de la face dorsale de l'anneau imaginal n'ont pas contribué à la constitution du jabot suceur ; ceux qui persistent forment avec ceux de la face ventrale de l'anneau la valvule imaginale (fig. LXXIII *v*).

Les cellules de l'ancienne valvule ne se distinguent plus des cellules œsophagiennes ; toutes ont la même forme, elles sont très aplaties.

La figure LXXV présente une section transversale de l'œsophage chez une jeune imago. L'épithélium est aplati, les limites cellulaires ne sont pas distinctes, l'intima est mince et porte de petits crochets chitineux. La lumière est étoilée, elle présente quatre diverticules.

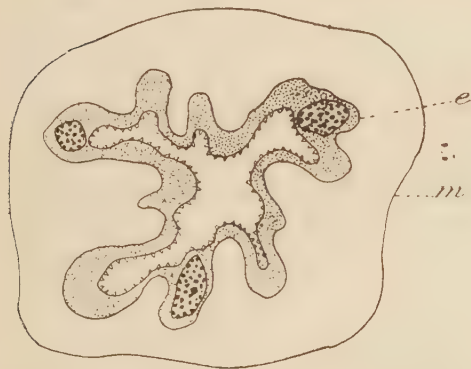


FIG. LXXV. Coupe transversale de l'œsophage. *e*, épithélium ; *m*, musculature. Jeune imago. $\times 1050$.



FIG. LXXIV. Schéma montrant le jabot suceur chez un papillon âgé. Le jabot présente de larges renflements auxquels succèdent des parties rétrécies.

En s'approchant de la valvule, la section transversale est toujours de même forme, mais moins régulière.

Dans la valvule, les plis sont nombreux et peu profonds; à chaque plissement correspond un seul noyau (fig. LXXVI). Enfin, dans la portion terminale de la valvule, celle qui est en partie invaginée dans l'intestin moyen, les plis deviennent plus profonds. On en compte six à huit sur une coupe transversale, et à chacun correspondent de trois à cinq noyaux. L'intima dans toute la valvule est épaisse (*i*); elle ne porte pas de crochets.

En résumé, l'intestin antérieur définitif est plus court que celui de la



FIG. LXXVI. Epithélium de la valvule œsophagienne. Jeune imago. $\times 1050$.

larve et sa section transversale est plus petite. L'épithélium même ne subit pas des modifications importantes, en ce sens qu'il ne disparaît pas et n'est pas remplacé par un autre.

L'intestin antérieur subit une double mue de son intima, correspondant au changement de forme de la larve à la chrysalide, de celle-ci à l'imago.

L'intima est lisse chez la nymphe; chez la larve et chez l'imago elle est par place lisse, par place elle porte des crochets.

Dans la portion sus-cervicale de l'épithélium, les éléments prolifèrent et les cellules qui se multiplient sont des anciennes cellules larvaires rajeunies. Quelques cellules dégénèrent et tombent dans la cavité générale.

Dans l'œsophage, on constate également le phénomène de chromatolyse, mais jamais de divisions caryocinétiques.

Dans l'anneau imaginal, les éléments rejettent des produits pycno-

tiques et se multiplient par voie caryocinétique. Cette prolifération est intense et les éléments qui en résultent forment d'une part la valvule imaginale, d'autre part, le jabot suceur.

L'évolution du jabot suceur de *Hyponomeuta* se rapproche de celle de *Calliphora* (PÉREZ). Dans les deux cas, ce sont les éléments issus de la multiplication de l'anneau imaginal qui contribuent à former cet organe. Chez *Calliphora* l'évagination se fait progressivement. Chez *Hyponomeuta*, elle a lieu brusquement.

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Les transformations de l'intestin postérieur des Lépidoptères ont été poursuivies chez *Bombyx mori* (VERSION) et chez *Malacosoma castrense* (DEGENER). Ici comme là l'épithélium passe de la larve au Papillon. L'anneau imaginal ne joue qu'un très faible rôle dans l'évolution de l'intestin.

Voici comment évoluent les papilles rectales chez ces deux espèces.

Chez *Bombyx mori*, d'après VERSION (1905), les cellules géantes (adénoblastes) existent déjà chez les chenilles et servent de support aux muscles circulaires. Au début de la métamorphose, les fibrilles musculaires se désagrègent. Le sarcolemme persiste et se remplit bientôt d'amas de minuscules éléments.

VERSION n'a pas pu observer les relations qui existent entre ces éléments et les noyaux larvaires. Mais ce qu'il croit certain, c'est que, chez des nymphes âgées de quelques jours, à chaque cellule géante correspond une sorte de kyste membraneux rempli de petites cellules. L'auteur admet que le kyste s'ouvre un peu plus tard, car les petits éléments émigrent, puis s'allongent, deviennent fusiformes, s'agencent entre eux et enfin recouvrent la surface cæcale.

Chez *Malacosoma castrense*, d'après DEGENER (1908), l'apparition des cellules géantes n'a lieu que chez la nymphe. Ces éléments se divisent par caryocinèse et donnent ainsi naissance aux adénoblastes et aux cellules basales. L'auteur distingue encore des cellules polygonales; l'origine de celles-ci n'est pas certaine. Peut-être proviennent-elles par division des adénoblastes, peut-être en sont-elles indépendantes et sont-elles dues à la multiplication de cellules épithéliales indifférenciées. Les

cellules polygonales se transforment plus tard en des cellules épithéliales ou bien prennent secondairement la forme et la structure de cellules basales.

Pour DEGENER, VERNON regarde à tort comme myoblastes les cellules basales et peut-être aussi les cellules polygonales.

Chez *Malacosoma*, les papilles rectales se forment dans la partie de l'intestin auquel appartiennent les cæcums où viennent déboucher les tubes de Malpighi. Par suite d'un accroissement énorme de l'intestin, la portion qui contient les papilles se trouvent chez l'imago reculée vers la partie inférieure de l'animal.

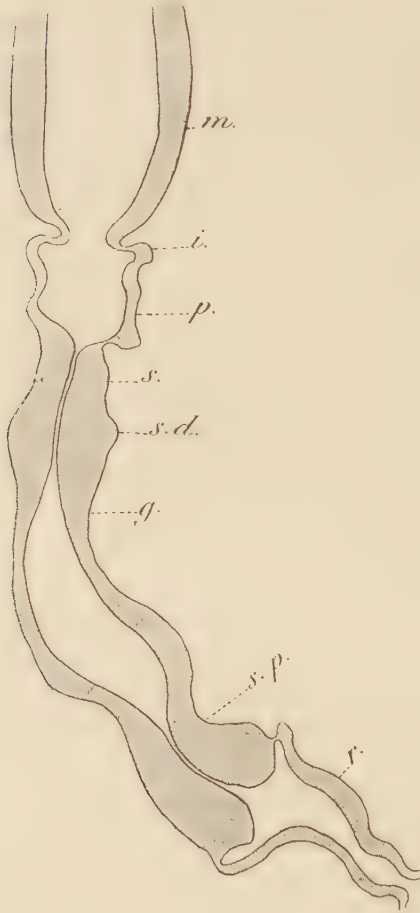


FIG. LXXVII. Figure schématique de l'intestin postérieur chez une larve d'âge moyen. *i.*, anneau imaginal; *p.*, pylore; *s. d.*, sphincter antérieur; *g.*, intestin grêle; *s. p.*, sphincter postérieur; *r.*, rectum.

Je vais à présent décrire l'intestin postérieur de la larve de *Hyponomeuta*. On y distingue plusieurs portions (fig. LXXVII). Ce sont : le pylore (*p.*), le sphincter antérieur (*s. s. d.*), l'intestin grêle (*g.*), sphincter postérieur (*s. p.*) et le rectum (*r.*).

Le pylore fait suite à l'intestin moyen. Il présente des plis transversaux peu accentués. A sa base ou plus exactement dans la portion faisant immédiatement suite à l'intestin moyen, se trouve l'anneau

imaginal (*i.*) formé par des noyaux minuscules baignant dans du cytoplasme chromatophile commun. Ces noyaux sont arrondis ou ovalaires (fig. LXXVIII *a.*).

Leurs divisions indirectes s'observent rarement; je n'ai trouvé qu'une seule caryocinèse chez un individu jeune et en train de manger. Le rôle de l'anneau imaginal dans la métamorphose de l'intestin postérieur est très

limité. Il ne sert qu'à la multiplication du nombre des éléments dans le pylore même, il ne va pas au delà. Dans le pylore proprement dit (*p*), les noyaux sont plus grands, ils sont ovalaires ou arrondis.

Aussi bien dans l'anneau imaginal que dans le pylore proprement dit, les noyaux sont pauvres en chromatine ; ils contiennent un nucléole.

Le cytoplasme chromatophile a un réseau à mailles très fines dans l'anneau imaginal, plus grandes dans l'épithélium pylorique qui le suit. L'intima est mince dans toute cette portion. Sur la figure LXXVIII, nous la voyons en train de se détacher.

La musculature est ici très mince, elle suit les replis du pylore. Par contre, elle est très développée dans la première partie du sphincter (*s*) et le devient plus encore dans la seconde (*c. d*, fig. LXXVII).

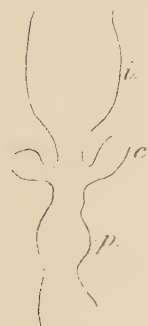


FIG. LXXIX. *i*, intestin moyen ; *c*, cœcum ; *p*, intestin postérieur. Schéma.



FIG. LXXVIII. Coupe longitudinale de l'anneau imaginal *a* et du pylore *p*. *i*, intima. Jeune larve.

Le sphincter présente des plis longitudinaux accentués dont le nombre est difficile à fixer. La lumière est réduite par suite de ce plissement de la paroi épithéliale. Elle est délimitée par une intima portant des crochets.

Le sphincter n'est jamais entièrement rempli de la nourriture, il ne la fait passer que petit à petit.

Dans cette portion, les cellules le plus souvent ont, sur les préparations, l'aspect de vésicules à cytoplasme chromatophile condensé à la périphérie. Lorsqu'il remplit la cellule, il présente une structure granuleuse. Les noyaux sont volumineux et de formes variées : arrondis, ova-

lares ou irréguliers ; sur la préparation, ils peuvent ou non être entourés d'une vacuole.

Certaines granulations chromatiques peuvent être plus grandes que les autres. En général, ces noyaux sont plus denses que ceux du pylore.



FIG. LXXX. Canal malpighien débouchant dans le cæcum. *c.*, cæcum; *a.*, anneau imaginal; *ε*, intima; *M.*, tubes de Malpighi. $\times 700$.

A peu près vers le milieu de sa longueur, l'épithélium du sphincter envoie deux cæcums (*c*) dans lesquels viennent déboucher les canaux de Malpighi (fig. LXXIX).

L'épithélium cæcal (*c*) se rapproche beaucoup de celui du sphincter. Les noyaux y sont un peu moins grands, ils deviennent petits dans la portion qui s'approche des tubes de Malpighi (fig. LXXX).

Là où s'ouvrent ces canaux se trouve une sorte d'anneau imaginal (*a*) dans lequel les noyaux sont minuscules et situés à des niveaux différents.

Dans le cæcum (*c*), les cellules sont réunies extérieurement par une basale commune, intérieurement elles font saillie dans la lumière par des surfaces plus ou moins irrégulières. Le cytoplasme est chromatophile et homogène. L'intima est faible, elle ne porte pas de crochets. Les cæcums ont une musculature propre, prolongement de la musculature du sphincter. Celle-ci est peu développée dans les cæcums ; elle est formée par deux couches musculaires.

L'intestin grêle est plissé longitudinalement, mais ces plis ne sont pas en nombre constant. Ils sont en rapport avec la nourriture. L'épithélium est presque distendu là où la lumière est remplie d'aliments, il est plissé lorsque la lumière est vide.

Les figures LXXXI et LXXXII nous montrent deux portions de l'intestin grêle chez un même animal. Sur la figure LXXXI, l'épithé-

lium est presque plat, sur la figure LXXXII ses plis sont très accentués.

Les cellules de l'intestin grêle présentent deux régions distinctes. La partie basale est formée par un cytoplasme dense, chromatophile, la partie qui confine à la lumière est claire. Dans certains endroits, on y décèle une texture fibrillaire radiale (fig. LXXXII). Le noyau est situé



FIG. LXXXI et LXXXII. Deux portions de l'intestin grêle chez le même individu. *i.*, intima. Jeune larve. Coupe transversale. $\times 800$.

dans la portion chromatophile, sur la préparation il peut ou non être entouré d'une vacuole.

La musculature est mince.

En s'approchant du rectum, les plis de l'intestin grêle s'accroissent en même temps que sa musculature s'accroît. C'est le sphincter postérieur. Son épithélium est aplati. Sa surface externe est un peu moins irrégulière que dans l'intestin grêle. Sur une coupe transversale, les cellules se présentent isolées ou bien réunies entre elles du côté de la lumière. Le cyto-

plasme est homogène. L'intima est renforcée intérieurement par une lamelle.

Enfin, dans le rectum (fig. LXXXIII), l'épithélium est presque aplati, il ne présente que de place en place de petits plis longitudinaux. Les cellules peuvent faire saillie aussi bien extérieurement qu'intérieurement. Les noyaux sont ovales. La lumière est grande chez les individus en train de manger. Je l'ai trouvée très petite chez une chenille qui se préparait à la mue.

Les minuscules canaux malpighiens (LXXXIII M) sont appliqués contre

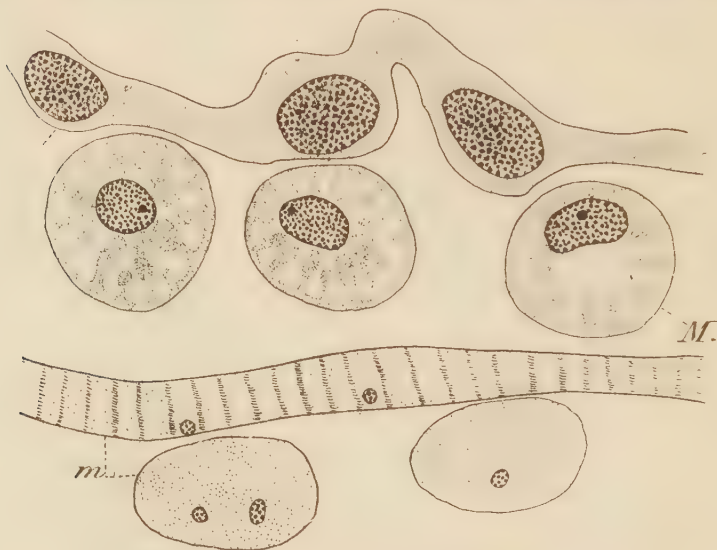


FIG. LXXXIII. Les canaux de la portion terminale des tubes de Malpighi M, sont situés entre l'épithélium rectal e, et sa musculature m. Larve d'âge moyen. Coupe transversale. $\times 400$.

l'épithélium qu'ils entourent intimement : ils sont recouverts par la musculature rectale (m).

Chez la larve immobilisée, le nombre de noyaux dans l'anneau imaginal a augmenté sans que j'ai pu apercevoir de divisions caryocinétiques. Le cytoplasme est chromatophile et vacuolaire. Après la libération de l'intima, l'intestin s'est transformé en un tube uniforme à section transversale arrondie. Les différentes régions de l'intestin ne sont reconnaissables que grâce à leur musculature caractéristique.

Dans le spincter antérieur, la lumière est devenue plus grande, elle est remplie par l'intima larvaire fortement plissée. Les cellules ne présentent pas à leur base de limitante commune, les interstices cellulaires sont très

fréquents. La surface des cellules regardant la lumière peut être bombée ou irrégulière. Les gros noyaux sont de formes variées. Très rarement, on en rencontre qui sont en chromatolyse. Le cytoplasme, suivant les individus que j'ai examinés, a été dense ou vacuolaire.

A ce stade, l'épithélium étant plat extérieurement, on distingue très nettement l'insertion des fibres musculaires sur les cellules épithéliales. Les figures que l'on rencontre ne sont pas sans quelques analogies avec les figures dessinées par VERNON. Mais chez *Bombyx mori*, il s'agit des cellules géantes qui plus tard se transforment en papilles rectales. Chez *Hyponomeuta*, les cellules servant de support aux fibres musculaires n'ont rien à faire avec les futurs adénoblastes.

Dans la portion du sphincter se trouvant au-dessous des cæcums se dirigeant vers les canaux de Malpighi, la section du tube est un peu plus grande, l'épithélium est plus aplati, les cellules plus nombreuses et serrées. Elles sont réunies entre elles sur la face regardant la lumière. Basalement, on distingue, mais pas toujours, de petits interstices cellulaires.

Les noyaux sont plus petits que dans la portion supérieure du sphincter. Le cytoplasme est très chromatophile, de place en place il renferme une vacuole.

Quant au cæcum dans lequel débouchent les canaux malpighiens, il présente au voisinage de ceux-ci une section ovale, sur une coupe transversale la lumière est triangulaire; les petits noyaux se sont beaucoup multipliés. Au voisinage du sphincter, la section transversale du cæcum et de sa lumière est arrondie. Les noyaux sont restés grands.

Dans l'intestin grêle, les cellules sont réunies entre elles du côté de la lumière par une large couche cytoplasmique. Extérieurement, elles sont séparées. Leur surface libre est très irrégulière et présente de nombreuses expansions. Là où le cytoplasme de la cellule est un peu contracté, on distingue nettement la basale hyaline. A cet état, par son aspect, l'épithélium ne diffère en rien de celui de l'œsophage au même stade (fig. LXV). DEGENER a constaté un fait semblable chez *Malacosoma*.

Les noyaux sont grands et aplatis, le cytoplasme, qui chez la larve active, présentait deux zones différentes (fig. LXXXI) est maintenant homogène.

J'ai rencontré dans la lumière de l'intestin grêle des globules sanguins.

Dans la région correspondant à l'ancien sphincter postérieur, la surface externe des cellules est moins irrégulière que dans l'intestin grêle.

Dans le rectum, les cellules aplaties, se sont accrues et sont devenues cylindriques. Elles ne sont pas réunies entre elles par une membrane commune. Leurs gros noyaux sont souvent irréguliers et présentent des aspects bourgeonnants.

Dans la portion tout à fait terminale du rectum, les gros noyaux coiffent la surface interne des cellules comme d'une sorte de calotte.

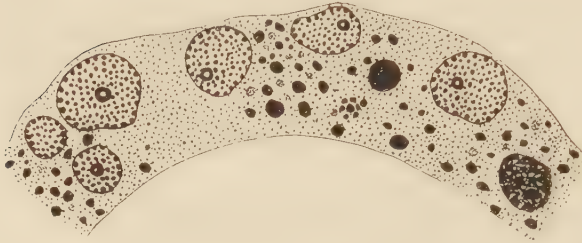


FIG. LXXXIV. Coupe transversale de l'épithélium de la portion antérieure du sphincter. Nymphe de dix-huit heures. $\times 1130$.

Chez la jeune nymphe, l'intima s'est reformée et l'épithélium est de nouveau plissé. La coupe transversale présente tout le long de l'in-

testin six plis longitudinaux profonds se touchant presque.

Chez une nymphe de dix-huit heures, l'intima nymphale est en partie rejetée et l'intestin a la forme d'un tuyau fortement rétréci. Seulement, le pylore a gardé son plissement transversal. Son cytoplasme vacuolaire est rempli par des granulations chromatiques vraisemblablement émises par les noyaux.

Dans le segment de l'intestin correspondant à la portion supérieure du sphincter antérieur (fig. LXXXIV), les éléments épithéliaux sont réunis aussi bien du côté basal que du côté de la lumière. Les limites cellulaires ne sont pas visibles sur la coupe transversale. Les noyaux sont aplatis. Leurs granulations chromatiques sont distinctes. Un nucléole et un nucléolule existent. On rencontre des noyaux en pycnose. Le cytoplasme éosinophile et granulé est parsemé de boules chromatiques provenant de la dégénérescence des noyaux.

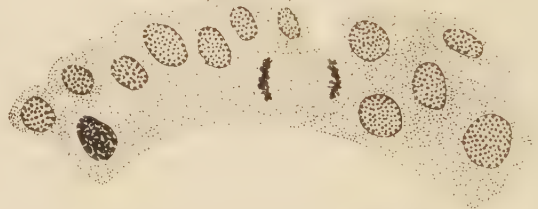


FIG. LXXXV. Épithélium de la portion antérieure de l'intestin grêle ; noyau en chromatolèse ; Caryoïnèse. Nymphe de dix-huit heures. $\times 1130$.

Dans le segment qui correspond à la portion postérieure du sphincter antérieur et à l'intestin grêle, l'épithélium présente une disposition suivante (fig. LXXXV) : Les éléments sont nombreux, on en rencontre

jusqu'à trente-deux sur une coupe transversale ; ils ne sont pas réunis par une membrane commune, des fentes intercellulaires se voient. Les cellules s'enveloppent les unes les autres comme les feuilles d'un bulbe d'oignon. La granulation du cytoplasme est ici moins nette que dans la portion supérieure du sphincter ; les noyaux sont ovalaires ou arrondis.

Les caryocinèses sont fréquentes. On en rencontre trois et même davantage sur une coupe transversale. Les cellules qui se préparent à la division pénètrent plus profondément dans l'épithélium, on les voit souvent recouvertes par leurs voisines. On rencontre les chromatolyses, mais elles sont encore assez rares à ce stade dans cette portion de l'intestin postérieur.

La musculature est déjà en désagrégation. Seuls les gros noyaux de la couche longitudinale, entourés d'une petite portion de cytoplasme éosinophile, persistent encore.

Dans la portion suivante de l'intestin qui correspond à l'ancien sphincter postérieur et à une partie du rectum l'épithélium est hétérogène.



FIG. LXXXVI. Épithélium de la portion postérieure de l'intestin grêle (sphincter postérieur) chez une nymphe de dix-huit heures. Les gros éléments sont des adénoblastes ; *e*, cellules épithéliales proprement dites ; *b*, cellules qui constitueront le bourrelet basal ; *m*, myoblaste. $\times 700$.

Déjà, chez la nymphe à peine éclosée, on reconnaît dans cette portion des cellules de tailles différentes. Celles qui bordent la partie supérieure des plissements sont plus grandes que celles qui se trouvent à la base. Cependant, cette différence n'est pas encore accusée comme elle le sera plus tard.

En effet, environ dix-huit heures après, lorsque l'intima s'est séparée de l'épithélium et que l'intestin s'est complètement transformé en un tube, les grandes cellules fortement accrues se distinguent nettement parmi les cellules épithéliales (*e*) restées petites (fig. LXXXVI).

On peut dire dès à présent que ces éléments très développés sont des adénoblastes, futures papilles rectales.

Les adénoblastes, à ce moment, offrent l'aspect de formations pluri-nucléaires. Des interstices marquant les limites cellulaires se rencontrent parfois.

Les noyaux sont grands, leur chromatine est disposée en granulations régulières, un ou plusieurs nucléoles se voient. La forme des noyaux est

variée. Ils se débitent souvent par clivage en lamelles tantôt régulières, tantôt irrégulières.

Le cytoplasme est chromatique et homogène.

Les adénoblastes souvent avoisinent directement la lumière (*l*), quelquefois ils en sont séparés par une petite cellule épithéliale qui les coiffe.

Les petites cellules épithéliales (*e*) n'ont pas extérieurement de membrane commune ; les interstices cellulaires sont très fréquents, sinon de règle. Les noyaux sont ovalaires et ne présentent point de nucléole. A ce



FIG. LXXXVII. Épithélium rectal chez une nymphe de dix-huit heures. *l*, phagocytes. Coupe transversale. $\times 1050$.

stade, de fréquentes divisions caryocinétiques sont visibles dans les cellules épithéliales.

Non loin des adénoblastes se rencontrent de petits éléments (*b*) différant notablement par leur taille et leur aspect des cellules épithéliales (*e*), (fig. LXXXVI). Ils ont plutôt l'air des cellules mésenchymateuses migratrices et il faut les regarder comme telles. On trouve également des cellules fusiformes qui sont sans doute des myoblastes (*m*).

Dans la portion terminale du rectum, la chromatolyse est très répandue et elle se manifeste d'une façon particulière. La cellule reste du côté de la lumière accolée à ses voisines (fig. LXXXVII), tandis que son noyau et une grande partie de son cytoplasme tombent sous forme de boules de dégénérescence dans la cavité générale. Un grand nombre de cellules disparaissent de cette manière. L'espace qui sépare l'intestin des tubes de Malpighi non encore détruits est entièrement rempli par ces produits de dégénérescence dont l'origine ne laisse aucun doute, car, comme je l'ai déjà indiqué précédemment, la musculature intestinale est ici externe par rapport aux canaux excréteurs.

Sur la figure LXXXVII, on voit parmi les débris épithéliaux trois leucocytes (*l*) ; leurs cloisons cellulaires sont masquées par les débris qui les

encombrent, mais dans les endroits où les boules sont plus parsemées, on reconnaît nettement les sphères de granules.

Les transformations ultérieures sont peu importantes dans la portion antérieure de l'intestin postérieur. Dans l'intestin grêle, la prolifération continue et on trouve encore des figures caryocinétiques chez les nymphes de quatre jours. Tandis que certaines cellules prolifèrent, d'autres, après avoir subi une chromatolyse, tombent dans la cavité générale.

La chromatolyse se poursuit également dans la portion à laquelle appartiennent les cæcums dans lesquels débouchent les tubes de Malpighi, mais là je n'ai pas observé de multiplication cellulaire. Je n'ai pu non plus la constater dans l'anneau imaginal.

Je m'arrêterai un peu plus longtemps sur la région de l'intestin contenant les futures papilles rectales.

Chez une nymphe de trente-huit heures (fig. LXXXVIII), la différenciation des adénoblastes (*a*)

est avancée, ils présentent une surface irrégulière du côté de la lumière. Leurs volumineux noyaux continuent de se cliver.

Les cellules épithéliales (*e*) restées petites ont activement proliféré par voie caryocinétique. Par suite de cette multiplication des éléments épithéliaux, le diamètre de cette portion intestinale est devenu beaucoup plus grand.

Les interstices cellulaires ont disparu, l'épithélium forme un manchon à bord plats extérieurement et intérieurement. Les limites cellulaires n'existent plus, les petits noyaux se distinguent à peine sur le fond très sombre du cytoplasme. Seuls les éléments les plus proches des adénoblastes ont gardé leur individualité, ils continuent de proliférer (*c*). Les cellules qui résultent de cette multiplication contribuent à augmenter le nombre de cellules épithéliales proprement dites.

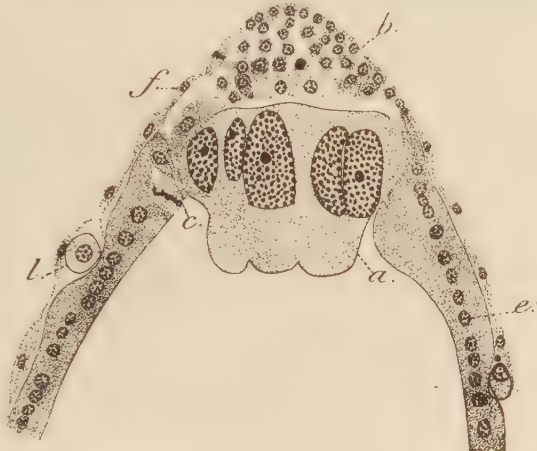


FIG. LXXXVIII. Portion d'une coupe transversale de la partie antérieure du rectum. *a*, adénoblastes; *e*, cellules épithéliales proprement dites; *c*, caryocinèse d'une cellule épithéliale; *b*, bourrelet basal; *f*, myoblaste; *l*, leucocyte. Nymphe de trente-six heures. $\times 700$.

Comme nous l'avons vu (fig. LXXXVI), les groupes adenoblastiques chez les jeunes nymphes étaient assez rapprochés les uns des autres, ils n'étaient séparés que par quelques petites cellules. Au stade où nous nous trouvons (fig. LXXXVIII), ils sont déjà très éloignés les uns des autres par suite de la multiplication intense des cellules épithéliales.

Extérieurement à chaque groupe adénoblastique se trouve un bourrelet formé par de petites cellules. Ce sont les mêmes éléments que nous avons déjà vu chez la jeune chrysalide (fig. LXXXVI b). Ils se sont beaucoup multipliés. Leur prolifération se poursuit assez longtemps. Les figures

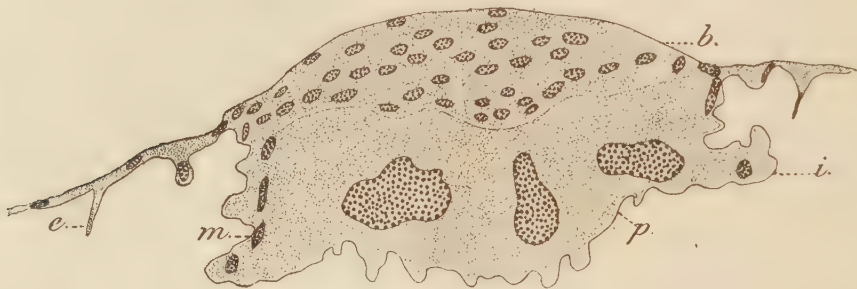


FIG. LXXXIX. Papille rectale chez une jeune imago. *p*, papille; *e*, épithélium proprement dit; *m*, cellules marginales; *b*, bourrelet basal; *i*, intima. $\times 700$.

caryocinétiques se rencontrent fréquemment; on en trouve encore chez une nymphe de sept jours.

Tout l'épithélium est entouré par un manchon formé de petits éléments mesenchymateux, qui sont vraisemblablement des myoblastes (*f*). Sur certaines préparations, on voit que ces petites cellules ne s'arrêtent pas au voisinage du bourrelet (*b*) mais l'enveloppent de la même façon que l'épithélium même. Aussi bien dans la masse des cellules basales que dans le petit espace entre l'épithélium et l'enveloppe mésenchymateuse, on rencontre des leucocytes (*l*) et parfois de petites boules pycnotiques. Ces dernières peuvent provenir aussi bien des muscles larvaires en histolyse que de certains des petits éléments en évolution qui auraient dégénéré.

À l'état définitif (fig. LXXXIX), l'épithélium (*e*) rectal s'est beaucoup aplati, les intervalles internucléaires se sont en même temps accrus. Une intima commune à l'épithélium proprement dit et aux papilles s'est développée. Les papilles (*p*) font saillie dans la lumière. Leur cytoplasme est éosinophile, les noyaux sont assez irréguliers.

Sur les faces latérales d'une papille se voient des noyaux ovalaires ou

allongés. L'origine de ces éléments marginaux (*m*) est la même que celle des éléments qui bordent la paroi du rectum (*e*).

A l'état normal, on ne distingue pas de limites nettes entre les papilles et les cellules marginales. Mais lorsque la papille est contractée, les cellules marginales se trouvent éloignées de celle-ci et restent accolées à l'intima. Cet aspect est fréquent chez la nymphe âgée.

Les éléments que nous avons vus chez la jeune nymphe situés à la base des adénoblastes (fig. LXXXVI *b*), après s'être multipliés se sont réunis entre eux et constituent une sorte de bourrelet dont les bords se sont fusionnés avec l'épithélium même. L'origine exogène de ces éléments basaux ne laisse aucun doute.

Chez la nymphe de dix jours, l'intestin postérieur se présente avec tous ses caractères histologiques définitifs. Ses éléments sont plus petits et plus aplatis qu'ils ne l'étaient chez la larve.

A la suite de l'intestin moyen (fig. xc *m*) vient la valvule pylorique (*v*) où les noyaux sont petits et serrés et où les limites cellulaires ne sont pas visibles. Immédiatement au-dessous se trouve la portion qui envoie deux cæcums où viennent s'ouvrir les canaux de Malpighi. Aussi bien dans les cæcums que dans la partie de l'intestin qui lui donne naissance, l'épithélium est aplati.

Un long tube (*g*) réunit la portion ventrale de l'intestin à celle qui se trouve sur la face dorsale. Dans la partie supérieure de ce tube, l'épithélium est plissé longitudinalement. Dans son cytoplasme, on distingue deux zones, du côté basal (fig. xci), le cytoplasme est chromatophile; sur la face regardant la lumière, il est très pâle. C'est une disposition



FIG. xc. Portion de l'intestin chez une nymphe de dix jours. *m*, intestin moyen; *v*, valvule pylorique; *g*, intestin grêle; *r*, papille rectale. La partie postérieure du rectum n'est pas représentée.

semblable à celle que nous avons trouvée chez la larve active (Cf. fig. LXXXI).

En devenant ventral, l'intestin cesse d'être plissé, il est en même temps plus aplati (fig. XCII). En s'approchant du rectum, l'épithélium présente



FIG. XCII. Épithélium de la portion supérieure de l'intestin grêle. $\times 800$.

de nouveau des plis, il constitue le sphincter (s) qui, avec sa musculature, fait saillie dans le rectum. Dans la partie moyenne de celui-ci se trouvent les papilles (r) dont j'ai déjà eu l'occasion de parler (fig. XC). On en trouve une à quatre sur une coupe longitudinale et autant sur une section transversale. L'épithélium interpapillaire (fig. LXXXIX e) est irrégulier, les cellules débordent sou-

vent dans la lumière. Dans la portion terminale du rectum, l'épithélium est plissé. Dans le rectum et dans la portion à laquelle appartiennent les cæcums, l'intima est lisse et hyaline; dans l'intestin grêle et dans le sphincter, elle porte des crochets minuscules à peine distincts.

En résumé, l'intestin subit une double mue chitineuse. L'épithélium est remanié sur place. L'anneau imaginal ne prend pas grand part dans



FIG. XCIII. Épithélium de l'intestin grêle chez une jeune imago. $\times 800$.

les processus de la métamorphose. Dans l'intestin grêle et dans le rectum, les anciennes cellules larvaires prolifèrent activement.

La chromatolyse est très répandue tout le long de l'intestin et surtout dans le rectum.

Les papilles se forment dans la portion terminale de l'intestin grêle (sphincter postérieur) et dans une partie du rectum. Elles gardent chez l'imago leur situation primitive.

Les adenoblastes apparaissent chez la jeune nymphe, elles se diffé-

rençient aux dépens des anciennes cellules épithéliales de la larve. Elles se multiplient par clivage.

Si l'on compare la figure LXXXVI avec la figure 34 de VERNON, on se rend compte qu'il existe une grande analogie entre les éléments que l'auteur désigne comme myoblastes et ceux qui, chez *Hyponomeuta*, formeront le bourrelet basal.

Précisons donc que les éléments que VERNON désigne comme myoblastes chez *Bombyx mori* ont leur équivalent dans les cellules basales chez *Hyponomeuta*.

Celles-ci ne sont point les cellules sœurs des cellules épithéliales, comme ceci a lieu chez *Malacosoma* d'après DEGENER. A un stade où ces éléments exogènes sont encore en petit nombre (fig. LXXXVI *b*) et où les cellules épithéliales n'ont pas encore considérablement diminué de taille comme cela a lieu plus tard (fig. LXXXIX), on se rend compte que chez *Hyponomeuta* elles n'ont rien de commun avec les cellules épithéliales.

Signalons que chez *Anabolia luevis*, d'après RUSS, les cellules basales se forment comme chez *Hyponomeuta* aux dépens des cellules qui sont étrangères aux cellules épithéliales.

La métamorphose de l'intestin postérieur chez *Hyponomeuta* offre une analogie avec celle de l'intestin antérieur chez la même espèce. Ici comme là l'intestin subit une double mue chitineuse et présente une intima propre à la chrysalide. L'épithélium perd au cours de la nymphose sa structure différenciée, il la réacquiert ensuite.

ORGANE PERICESOPHAGIEN

J'ai observé chez *Gracilaria syringella* F. et *Hyponomeuta padella* L. un organe particulier qui me paraît avoir jusqu'ici échappé aux observateurs. Cet organe est situé au voisinage immédiat de l'œsophage, à la hauteur de la limite entre la tête et le premier segment thoracique. A l'état définitif, il se présente, en coupe transversale, comme un anneau entourant la section de l'intestin antérieur. Cet anneau est constitué, sans limites cellulaires bien nettes, par un cytoplasme chromatique où sont plongés des noyaux irréguliers, parfois digités.

J'ai pu suivre le développement de cet organe chez *Hyponomeuta padella*.

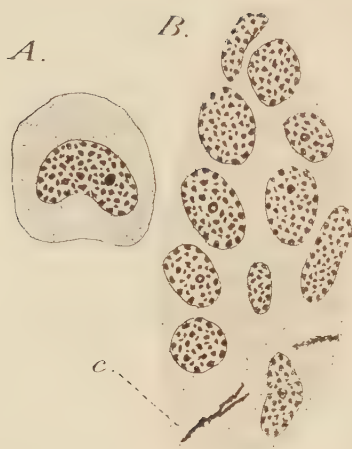


FIG. XCIII. Evolution de l'organe périœsophagien. A, $\times 1130$; B, $\times 800$. Explication dans le texte. Nymphe d'un jour.

phage un amas important dont les éléments cellulaires par tous leurs caractères, structure et colorabilité de leur cytoplasme, appareil chromatique de leur noyau, nucléole, etc., sont identiques aux cellules épithéliales même de l'œsophage (fig. XCIV).

En se basant sur cette ressemblance, on serait tenté d'interpréter ces cellules comme étant véritablement d'anciennes cellules œsophagiennes, qui ont quitté leur rang épithélial et ont émigré dans le cœlome.

C'est cette manière de voir que j'ai adoptée dans ma note préliminaire et elle m'a paru d'autant plus admissible qu'à ce moment les amas cellulaires se trouvent au contact même de l'épithélium (la musculature ayant déjà dégénéré) et que des émigrations cellulaires ont été observées chez d'autres Insectes.

Depuis j'ai eu l'occasion d'examiner ces éléments énigmatiques à un

Au début de la nymphose on voit brusquement apparaître dans le cœlome, au voisinage de l'œsophage, quelques éléments nouveaux. Sur des coupes transversales on trouve de chaque côté du tube digestif un de ces éléments qui sur la coupe montre tantôt un, tantôt deux noyaux. Ces derniers peuvent être ovales ou irréguliers; ils montrent un nucléole. Le cytoplasme est chromatophile et contient quelques rares vacuoles. Sur la fig. XCIII A, nous voyons une de ces cellules chez une nymphe d'un jour.

Les noyaux prolifèrent par voie caryocinétique (fig. XCIII B) et bientôt arrivent à former de part et d'autre de l'œso-

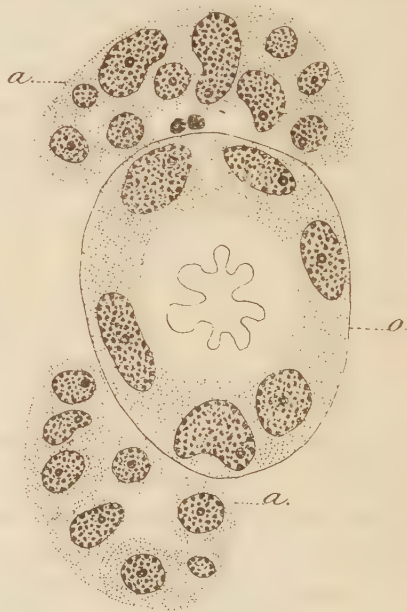


FIG. XCIV. Evolution de l'organe périœsophagien. o, œsophage; a, futur anneau périœsophagien. Coupe transversale. Nymphe de trente-huit heures. $\times 700$.

stade où l'œsophage était encore entouré par son manchon musculaire, stade auquel l'émission par l'épithélium œsophagien des cellules n'aurait pu se faire sans rompre la continuité de la couche musculaire. Or ceci ne paraît guère probable. Il faut par conséquent écarter cette hypothèse.

Quelle est l'origine réelle de ces éléments ? Je ne saurais le dire ; malgré l'examen attentif de mes préparations, je n'ai pas pu élucider cette question. Je ne puis pour le moment qu'étudier leur évolution à partir du moment où je les ai observés.

Pendant une première période, qui succède à leur apparition, ces éléments commencent à se multiplier par voie caryocinétique. Puis ces divisions indirectes cessent, vers le commencement du troisième jour de la vie nymphale ; et, à partir de ce moment, les noyaux qui se sont beaucoup accrus prennent des aspects lobés et ne présentent



FIG. XCV. L'anneau périœsophagien *a* entoure en partie l'œsophage *o* ; *m*, muscles ; *c*, cœur. $\times 1260$.

plus que des divisions directes, par clivage dans des plans différents (fig. 8). Par suite de cette prolifération, les deux amas latéraux se développent d'une façon considérable et, progressant l'un vers l'autre, ils se rejoignent en un anneau qui entoure le tube œsophagien, devenu maintenant très étroit (fig. 9 *o e*). Les limites cellulaires se sont presque entièrement évanouies et les noyaux présentent des contours très irréguliers. L'organe arrive ainsi à sa constitution imaginaire.

Chez le Papillon, cette formation se présente, sur la coupe transversale, sous l'aspect d'un anneau ouvert du côté ventral, entourant la face dorsale de l'œsophage (fig. XCV). Son volume a diminué. Le cytoplasme chromatophile présente une structure radiaire. Les noyaux sont restés irréguliers, on voit plusieurs nucléoles. A la surface de l'organe sont souvent accolés des leucocytes.

Quelle est la signification de cet organe ? Par son aspect histologique et par sa situation au niveau du cou, cet organe énigmatique rappelle

jusqu'à un certain point la formation connue chez les Diptères sous le nom d'*anneau de soutien du cœur*. Cette formation a été pour la première fois observé par WEISMANN (1864) chez les larves des Muscides. KÜNCKEL D'HERCULAI (1875) l'a décrite chez les Syrphides et PANTEL (1898) chez *Thrixion halideanum*.

Enfin DOGIEL (1877) a vu dans la larve de *Corethra* un manchon péricardial qui, malgré son allure et sa situation spéciale, est considéré par les auteurs comme correspondant à l'anneau de soutien du cœur.

Il ne faut pas perdre de vue que, chez les Lépidoptères que j'ai étudiés, l'organe en question tout en se trouvant au voisinage du cœur (fig. xcv) forme un anneau autour de l'œsophage et non autour du cœur (fig. 9).

Si son homologie avec l'anneau de soutien du cœur devait par suite se vérifier, on en devrait conclure que l'on s'est trop hâté de dénommer l'anneau de Diptères d'après sa situation topographique et que la fonction de cet organe reste encore à découvrir.

MUSCLES

La métamorphose interne des muscles des Insectes a été une question très étudiée et a entraîné des discussions variées.

Nombreux sont les auteurs qui s'en sont occupés : WEISMANN (1864), GANIN (1876), CHUN (1876), VIALLANES (1882), METCHNIKOFF (1883), KOWALEWSKY (1885-87), KOROTNEFF (1892), RENGEL (1896), DE BRUYNE (1898), KARAWAIEW (1898), NOETZEL (1898), TERRE (1899), ANGLAS (1900-04), KELLOG (1901), ENRIQUEZ (1901), BERLESE (1901), PÉREZ (1902-11), VANEY (1902), BREED (1903), JANET (1898-1907), HENNEGUY (1904), MERCIER (1906), HULST (1906), POYARKOFF (1910), NORDENSKJÖLD (1910), POSPIELOW (1911).

Pour les uns, les muscles destinés à dégénérer subissent une dissolution humorale, les phagocytes ne prennent point part à leur disparition.

Pour les autres, les phagocytes jouent un rôle actif dans la disparition des muscles.

Parmi les auteurs qui admettent la phagocytose, l'accord est loin d'être fait sur l'importance qu'il faut attacher à ce processus.

Pour les uns, les leucocytes n'entrent en jeu que lorsque les éléments ont subi des altérations structurales ; les phagocytes se bornent à faire disparaître les déchets des tissus préalablement dégénérés.

Pour les autres, l'intervention des phagocytes est préalable à la dégénérescence. Les phagocytes insinuant leurs pseudopodes dans les tissus provoquent leur émiettement avant l'apparition d'un signe atrophique décelable au microscope.

Une autre question à élucider est la manière dont se fait le remaniement de la musculature.

La bibliographie qui se rapporte à ces différents points a été faite en détail par PÉREZ (1903), HENNEGUY (1904), POSPIELOW (1911) aux travaux desquels il est facile de se reporter.

Je me bornerai donc à ne rappeler ici que les études ayant trait spécialement aux Lépidoptères et je reviendrai aux autres toutes les fois qu'il y aura lieu d'en comparer les résultats avec ceux que j'ai obtenus chez les Papillons.

CHUN (1875) le premier étudie avec quelques détails l'histolyse musculaire chez *Sphinx ligustri*.

Voici ce qu'il dit : « Les noyaux musculaires atteignent une dimension étonnante. Bientôt ils se divisent et offrent ainsi l'aspect d'une prolifération de noyaux. C'est un processus analogue à celui que LEUCKART a décrit dans la trichinose... Tandis que les noyaux des muscles commencent à se diviser, le sarcolemme se plisse et souvent d'une manière si régulière, qu'il a un aspect spiralé comme les trachées. En même temps la substance contractile devient grasseuse, les noyaux sont mis en liberté par suite de la disparition du sarcolemme. »

KOROTNEFF chez *Tinea* arrive aux conclusions suivantes :

1° Absence de cellules mésenchymateuses spéciales chez la larve ; la cavité générale ne contient que des leucocytes et des sphères des granules ;

2° Les leucocytes ne prennent aucune part à la dégénérescence des tissus ;

3° Tous les muscles imaginaux proviennent des muscles larvaires ;

4° Dans le thorax plusieurs muscles disparaissent et ce n'est que les trois muscles cités par VAN REES qui donnent les muscles pectoraux de la mite.

La résorption se fait de la manière suivante : la partie fibrillaire du muscle devient granuleuse et se contracte, les noyaux prolifèrent particulièrement sur une des faces du muscle. Cette prolifération rapide rappelle un processus fréquent en pathologie. A la fin le muscle est constitué par une partie fibrillaire et par une traînée de noyaux (Kernstrang). Le

faisceau primitif se résorbe et se dissout dans le plasma sanguin sans qu'il y ait eu action des leucocytes, lesquels, chez la mite, ne traversent jamais le sarcolemme.

KOROTNEFF admet le concours des leucocytes dans la destruction des muscles chez les Muscides où la métamorphose est intense et rapide, où il y a un processus inflammatoire. Mais chez *Tinea* où la métamorphose est moins complète et dure plus longtemps, la destruction du myoplasme larvaire se fait à l'aide d'un processus chimique se traduisant par une résorption humorale.

Quant à l'histogénèse des muscles imaginaires, voici comment l'auteur l'explique :

La traînée des noyaux (Kernstrang) se sépare bientôt du muscle et commence à s'éloigner de sa surface. Tandis qu'elle est encore en connexion avec le faisceau primitif, elle produit de nouvelles fibrilles qui, au début, sont difficiles à distinguer, mais apparaissent plus tard comme des formations rhomboïdales plongées dans le plasma parmi les noyaux.

Le tendon imaginal est formé par la division longitudinale de l'ancien tendon larvaire.

BERLESE, à la suite de ses travaux sur la métamorphose des muscles chez *Calliphora* et différents autres Insectes, étudie le même phénomène chez les Lépidoptères (*Sericaria mori*, *Hyponomeuta malinella*).

L'auteur ne distingue qu'une seule catégorie de noyaux chez les jeunes larves. Au moment des mues larvaires (deuxième et troisième mues chez *Sericaria*), les noyaux musculaires par fragmentation ou bourgeonnement donnent de petits noyaux qui, s'entourant d'un peu de cytoplasme et d'une membrane limitante, forment des *sarcocytes*. Une partie de ces éléments restent dans le muscle, s'y accroissent et serviront à la construction des fibres remaniées sur place. Une autre partie se transformera en des *myocytes* fusiformes qui donneront naissance aux muscles imaginaires du Papillon. Pour aboutir à cette formation, les *sarcocytes* quittent le muscle et se dirigent vers les disques imaginaires dont ils constitueront le mésenchyme.

Lorsqu'un muscle disparaît totalement, par exemple, les fibres de la portion postérieure du rectum chez *Hyponomeuta*, voici quelle est la marche de sa destruction. Le myoplasme s'évanouit par fragmentation en granules. Les noyaux larvaires se divisent en des *sarcocytes* qui ensuite se transforment en des *myocytes*, éléments constructeurs de nouveaux muscles. Dans le cas des muscles rectaux de *Hyponomeuta*, les *myocytes*

cheminent vers les disques imaginaux de l'extrémité postérieure de l'abdomen.

Le rôle des leucocytes dans la disparition d'un muscle est très restreint. Ils n'interviennent que « come loro costume, ad appropriarsi sostanza derivata dalla distruzione del sarcoplasma così volentieri come fanno sempre a proposito di sostanza albuminoide elaborata. »

Les sphères de granules diffèrent beaucoup des amas correspondants chez les Muscides; ce sont chez les Lépidoptères des *caryolytes* et non de *sarcolytocytes*¹.

POSPIELOW (1911) a étudié la métamorphose des muscles thoraciques chez *Gastropacha neustria*, *Vanessa polychloros*, *Aporia crataegi*, etc.

A l'intérieur d'un muscle d'une larve adulte, outre les éléments musculaires proprement dits, l'auteur distingue des cellules mésenchymateuses, qui ont pénétré dans les fibres en même temps que les trachées.

Il dit p. 331 : « A l'intérieur du muscle, une partie de ces cellules mésenchymateuses se divisent par voie directe et forment des petites cellules fusiformes rappelant beaucoup les éléments fusiformes que BERLESE appelle myocytes, et une partie gardent leur aspect de grandes cellules multipolaires à noyau granulé et à expansions se prolongeant en minces fibrilles. »

POSPIELOW ne croit pas avec BERLESE que les cellules fusiformes² proviennent par bourgeonnement des gros noyaux larvaires et qu'elles quittent la fibre pour se fixer sous l'hypoderme des disques imaginaux.

C'est le contraire qui a lieu. Les cellules provenant des épaissements des gros troncs trachéens se dirigent vers le muscle.

Page 332, l'auteur dit : « Les cellules fusiformes une fois à l'intérieur du muscle en partie se différencient en des cellules terminales des trachées donnant naissance à des capillaires trachéaux, et en partie gardent leur aspect indifférencié et persistent sous l'aspect de cellules mésenchymateuses situées sous le sarcolemme à travers la fibre musculaire. »

Les cellules mésenchymateuses que l'on rencontre à l'intérieur des

1. BERLESE distingue dans les « Körnchenkugeln » de Weismann deux catégories d'éléments : les *sarcolytocytes*, c'est-à-dire sarcolytes englobés par un leucocyte et les *caryolytes* ou sarcolytes associés à un ancien noyau musculaire.

2. La nature de ces éléments fusiformes a été beaucoup discutée. KARAWAIEW (1898), TERRE (1899), BERLESE (1901), PÉREZ (1910), POYARKOFF (1910) les considèrent comme des myoblastes imaginaux.

ANGLAS (1931) et PÉREZ (1908) les ont d'abord décrits comme des phagocytes, ils ont ensuite changé de façon de voir.

Ce sont pour HOLST (1906) des phagocytes d'origine mésodermique, mais qui diffèrent des globules sanguins proprement dits.

Enfin BREED (1903) et ANGAS (1905) les interprètent comme des cellules trachéales.

muscles thoraciques de la larve correspondent aux cellules amiboïdes granuleuses de JANET chez les Fourmis.

Comme, au moment des mues, il se produit à l'intérieur des fibres une multiplication des noyaux musculaires, on rencontre sous le sarcolemme des noyaux fils, de double origine, formés d'une part par les noyaux musculaires et d'autre part par les cellules immigrées. La distinction de ces éléments nouvellement formés devient fort difficile. Les noyaux musculaires ne diffèrent des cellules trachéales que par l'absence de la portion chromatique fusiforme de cytoplasme.

De même il est difficile de distinguer au moment des mues les cellules granuleuses de gros noyaux musculaires, chacune de ces deux catégories d'éléments se multipliant à son tour.

POSPIELOW croit que c'est cette difficulté dans la distinction des éléments qui met en erreur BERLESE lorsqu'il décrit les gros noyaux granuleux que l'on rencontre au moment des mues à la périphérie des fibres, comme des noyaux musculaires venus de la profondeur du muscle.

POSPIELOW va jusqu'à attribuer aux cellules mésenchymateuses immigrées un rôle important dans la structure intime de la substance musculaire. Il dit dans son résumé, p. 416 :

« Mit den Tracheen dringen in die Fasern Mesenchymzellen ein. Diese letzten gruppieren sich unter dem Sarcolemma als multipoläre Zellen mit Fortsätzen, welche sich längs der Grundmembran als Querfasern hinziehen. ... Bei der Muskelfasernhistolyse ziehen die Mesenchymzellen ihre Fortsätze ein, wodurch die Querstreifung der Muskelfasern verschwindet. »

D'après l'auteur russe, au début de la métamorphose, les cellules mésenchymateuses situées au-dessous du sarcolemme rétractent leurs prolongements et provoquent ainsi la disparition de la striation transversale. Il me paraît étonnant qu'un élément qui est en somme étranger au muscle (les éléments mésenchymateux y pénétreraient en même temps que les trachées) puisse jouer un aussi grand rôle dans le changement de sa structure intime.

POSPIELOW ne fait pas de distinction entre les grands et les petits noyaux. Or, les éléments qu'il voit émettre des expansions longeant, sous forme de fibres, les disques, ne sont pour moi autre chose que les gros noyaux situés à l'intérieur du sarcoplasme.

Les aspects irréguliers des gros noyaux se rencontrent souvent chez les différents Insectes; je les ai moi-même observés chez *Hyponomeuta*.

PÉREZ a vu de ces noyaux irréguliers chez *Polistes*. Voici ce qu'il en dit :

« Les formes irrégulières, épineuses que présentent souvent ces noyaux, avec pointes aiguës se dirigeant vers les disques minces du myoplasme, doivent peut-être éveiller l'idée d'une plasmolyse anormale. De pareils aspects montrent en tout cas combien le gros noyau larvaire est solidaire de l'architecture générale de la fibre striée. »

En effet, on conçoit bien que la striation transversale par les disques Z, se prolongeant dans le sarcoplasme, agisse sur la forme des noyaux qui y sont plongés. Ils peuvent, étant comprimés, envoyer des prolongements qui viennent s'appliquer contre la paroi de ces cloisons.

La rétraction de ces expansions est provoquée par la disparition de la striation transversale ; elle ne la provoque pas.

C'est dans ce sens qu'il faudrait interpréter les relations existant entre les cellules mésenchymateuses de POSPIELOW (en réalité noyaux larvaires plongés dans du cytoplasme ambiant) et la striation du muscle.

NORDENSKJÖLD (1911), dans une note préliminaire, étudie sommairement la métamorphose des muscles chez *Vanessa urticae*. Dans les muscles qui disparaissent (muscles de la tête) un rôle important est dévolu à l'autolyse ; les leucocytes interviennent en second lieu. Dans les muscles remaniés sur place l'auteur n'a pas observé l'attache des myoblastes libres.

Chez *Vanessa urticae*, d'après NORDENSKJÖLD, la régénération de la musculature a son origine dans certains noyaux qui, au milieu de la dissolution des fibrilles et des noyaux larvaires, persistent en bon état.

1° MUSCLES DE NÉOFORMATION

Chez *Hyponomeuta*, comme chez les autres Insectes, les muscles offrent différents modes d'évolution.

Le plus simple est celui du muscle entièrement formé aux dépens de myoblastes embryonnaires ; c'est par lui que je commencerai.

Les muscles des organes génitaux externes entrent dans cette catégorie. Leur évolution ne présente aucune particularité, elle est semblable à celle observée chez d'autres Insectes et décrite en détail chez la Fourmi par PÉREZ (1902).

Les myoblastes venant des disques imaginaires sont des éléments fusi-

formes à cytoplasme chromatophile à noyau ovalaire dont la chromatine est disposée en granulations fines.

Au début, ils sont peu distincts des leucocytes jeunes dont certains sont comme eux effilés et chromatiques.

Chez la larve immobilisée, les myoblastes se divisent par voie caryocinétique. Chez les jeunes nymphes on les trouve déjà agencés en fibres étroitement accolées les unes aux autres.

Les noyaux myoblastiques une fois à l'intérieur de la fibre ne se divisent plus désormais que par voie directe binaire ou multiple.

2° MUSCLES DISPARAISSENT PENDANT LA MÉTAMORPHOSE

Il existe chez *Hyponomeuta* des muscles exclusivement larvaires et qui disparaissent au cours de la nymphose; tels sont par exemple les muscles adducteurs de la mandibule. Ils s'insèrent d'une part sur le tégument externe, d'autre part sur la mandibule et s'étalent régulièrement comme les lames d'un éventail. Chaque muscle est formé par une réunion de fibres accolées entre elles et qui parfois s'épanouissent au niveau du point d'insertion sur l'hypoderme. La double striation existe mais est un peu moins nette que dans les muscles tégumentaires; on la décèle cependant bien sur une préparation colorée par l'hématoxyline de fer. Les muscles sont éosinophiles. Les noyaux sont de dimensions variées, mais cette différence de taille ne m'a pas semblé très prononcée. Ils se présentent chez les jeunes larves comme des vésicules claires à chromatine pauvre et dispersée, à un ou deux nucléoles. Pendant toute la durée de la vie larvaire, ces noyaux se multiplient par voie directe. On les rencontre souvent accouplés.

Au début de la métamorphose les muscles perdent tout indice de striation transversale, tandis que la fibrillation longitudinale devient très apparente (fig. 22). Au point de leur insertion, on aperçoit de bonne heure quelques noyaux en chromatolyse. Dans le muscle même, la chromatine des noyaux est très dense et peut présenter de petites taches claires (fig. xcvi). Les divisions nucléaires directes se succèdent sans interruption et donnent naissance à des chapelets de noyaux rapprochés. Le même aspect se rencontre encore au premier jour après la mue nymphale. La figure 22 nous en donne un exemple. Le muscle garde encore sa fibrillation longitudinale, il est devenu légèrement basophile. Sur cette même coupe on voit en un point (*chr*) un amas de granulations chromatiques

et violettes (hémateïne). En suivant la même préparation sur plusieurs sections, on se rend compte qu'il s'agit là de la chromatolyse d'un noyau. Mais ce fait se produit assez rarement à ce stade.

Nous voyons encore deux amas nucléaires (*am*) plus gros que les autres. On peut admettre qu'ils proviennent de la fusion de plusieurs noyaux, processus qui devient d'ailleurs de plus en plus manifeste à un stade plus tardif.

Des leucocytes nombreux (*l*) ainsi que des sphères de granules (*sg*) circulent entre les fibres. Je dois signaler la présence assez fréquente au voisinage des muscles en dégénérescence de globules sanguins remplis de grosses granulations éosinophiles.

Enfin, on voit souvent à ce stade, parmi les noyaux musculaires chromatiques et denses, des noyaux leucocytaires, beaucoup plus clairs. On pourrait croire que ces noyaux se trouvent à l'intérieur même de la masse musculaire. Mais en suivant le même muscle sur plusieurs coupes, on voit que ces leucocytes se trouvent emprisonnés entre les fibres serrées, mais non à l'intérieur même de celles-ci.

Le muscle, à ce moment, par suite de la multiplicité des noyaux et de son envahissement par les leucocytes, est d'un aspect très compliqué.

Quel est le rôle de ces leucocytes ? Il est évident qu'ils ne s'attaquent point aux muscles non encore désagrégés, mais en se frayant un chemin entre les fibres, lâches à ce moment, ils contribuent en grande partie à leur dislocation.

A la fin de la première et au commencement de la deuxième journée de la nymphose, la fibrillation longitudinale n'existe plus. La structure caractéristique du muscle disparaît au point de le rendre méconnaissable (fig. 21).

Les fibres sont fragmentées. Le myoplasme affecte souvent une forme plus ou moins circulaire. On rencontre alors à la place des anciens muscles, de ces amas de taille différente, à cytoplasme granulé, à noyaux extrêmement denses, et présentant généralement une ou plusieurs vacuoles (fig. xcvi).

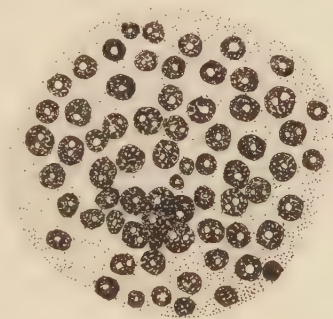


FIG. XCVI. Muscle adducteur de la mandibule en voie de dégénérescence. Nymphe âgée de quarante-huit heures. $\times 1000$.

Les noyaux tendent à se fusionner en de grosses masses chromatiques. La figure 21 nous en donne quelques exemples.

Ces agglomérations se présentent comme des plages sombres et irrégulières montrant par-ci par-là une tache claire. Quelquefois la chromatine est condensée au centre et elle est entourée périphériquement par un réseau fin également chromatique.

Les amas chromatiques (fig. 21) affectent des formes très variées ; souvent ils ne sont pas sans rappeler la figure 214 de BERLESE relative aux muscles périanaux.

Je ne puis cependant croire qu'il s'agisse dans le cas qui nous occupe de la fragmentation d'un noyau larvaire en petits noyaux imaginaires, comme le décrit l'auteur précité pour les muscles périanaux. Je pense plutôt qu'il faut voir dans ces aspects des signes de dégénérescence. Nous avons vu que les agglomérations chromatiques sont le résultat d'une fusion de plusieurs noyaux larvaires. Sur la figure, à côté d'amas compacts, s'en trouvent d'autres présentant des digitations (*d*). Y a-t-il dans ce cas fusion incomplète ou début de fragmentation des masses préalablement agglomérées ? Les deux hypothèses sont vraisemblables. Il est possible qu'une fragmentation ait lieu, mais il est difficile d'admettre qu'elle puisse à ce moment donner naissance à des myoblastes. En effet, la pycnose nucléaire est déjà bien avancée et ce ne sont pas les noyaux dégénérés qui seraient en état de construire des muscles imaginaires.

A la partie inférieure de la figure 21 (*b*), on voit à côté d'un amas chromatique bien formé, deux petites masses chromatiques accolées à lui en un point. A cause de leur structure, on doit les considérer comme des noyaux larvaires n'ayant pas participé à la fusion.

En outre, sur la même figure se rencontrent de petits amas formés de chromatine et entourés d'une portion de cytoplasme (*s*). Ces sarcolytes peuvent être interprétés soit comme des noyaux larvaires restés libres, soit comme des produits de la fragmentation que nous avons admise.

On voit des corps semblables à l'intérieur des phagocytes qui pullulent à ce moment entre les muscles dégénérés. Sur la figure on voit que l'un a presque complètement englobé la boule chromatique (*ph. f*), tandis que les autres étirés en croissant s'accolent à leur proie (*ph. e*). Certains d'entre eux sont déjà bourrés de fragments musculaires en dégénérescence (*ph. f*).

Lorsque l'amas de chromatine fusionnée est important, comme on le voit par exemple en *a*, un grand nombre de leucocytes viennent s'accoler à sa surface et prennent part à sa destruction. La membrane du phagocyte

peut devenir indistincte (o), son cytoplasme peut pendant un certain temps se confondre avec celui de la masse dégénérée. Les phagocytes reprennent leur individualité lorsque l'incorporation est accomplie.

En résumé les muscles destinés à disparaître subissent spontanément une altération. Les leucocytes n'interviennent que lorsque les fibres présentent des modifications structurales appréciables au microscope¹.

Mes résultats concordent avec ceux de NORDENSKJÖLD (1911) qui, chez *Vanessa urticae*, a constaté que la dégénérescence musculaire précède la phagocytose.

Chez *Polistes*, CH. PÉREZ (1911) a également observé que le muscle présente une dégénérescence intrinsèque très avancée avant que ses débris soient englobés par les phagocytes.

Chez *Galeruca*, d'après POYARKOFF (1910), les phagocytes commencent à immigrer dans le muscle (muscle adducteur de la mandibule) lorsque celui-ci a déjà perdu sa striation transversale caractéristique; cependant l'auteur ne semble pas attribuer à cette modification une importance capitale. Il dit en effet :

« Il est possible que, si ce muscle était complètement privé des noyaux mitotiques, il garderait sa structure normale au moment de l'attaque phagocytaire comme cela a lieu chez les Mouches. »

En jugeant d'après nos connaissances actuelles, on peut dire que l'ensemble des Lépidoptères, des Hyménoptères et des Coléoptères s'opposent aux Muscides. Chez les premiers, la phagocytose est tardive, elle a lieu lorsque les muscles ont perdu l'intégrité de leur structure. Chez les Mouches, la phagocytose est précoce, les leucocytes s'attaquent aux muscles, alors que ceux-ci conservent encore leur structure caractéristique² (PÉREZ, 1910).

1. HIRSCHLER (190) étudiant la régénération chez les pupes de Lépidoptères, après section de l'extrémité antérieure du corps, arrive à la conclusion que les muscles dégèrent en partie sous l'influence réactionnelle du sarcoplasme qui servirait à la formation de nouvelles fibres musculaires. Ce processus concorde avec l'opinion émise par METCHNIKOFF (1871) et SUDAKEWITCH (189) d'après laquelle les cellules musculaires se comportent comme de véritables phagocytes.

Si, dans ce cas particulier, les choses se passent en réalité comme l'a décrit HIRSCHLER, encore ne faudrait-il pas généraliser ce processus. Dans la métamorphose normale ce sont les phagocytes leucocytaires (et parfois les cellules grasses) qui font disparaître les débris.

D'ailleurs, même dans le cas de dégénérescence musculaire provoquée expérimentalement, l'opinion de HIRSCHLER n'est pas la seule qui ait été émise.

BORDAGE (1905) dans ses recherches sur l'autonomie et la régénération chez les Arthropodes a observé une phagocytose des muscles due à des amibocytes et à des cellules de nature conjonctive.

2. D'après MERCIER (1906) l'altération musculaire précède chez les Muscides la phagocytose.

3° MUSCLES REMANIES

Chez *Hyponomeuta*, la plupart des muscles tégumentaires persistent et donnent par remaniements des muscles imaginaux.

J'étudierai successivement : a) les muscles abdominaux profonds ; b) les muscles abdominaux superficiels ; c) les muscles thoraciques à évolution tardive ; d) les muscles thoraciques à évolution précoce (muscles du vol, muscles extrinsèques des pattes).

Avant d'aborder cette étude, il est nécessaire de décrire l'aspect offert par les muscles de la chenille. Je prendrai comme type un muscle abdominal et comme tous les muscles de la larve sont à peu près semblables, cette description s'appliquera aussi à ceux du thorax.



FIG. XXVII. Coupe longitudinale d'un muscle abdominal chez une larve adulte. $\times 1130$.

Le muscle est formé par un certain nombre de fibres associées sur toute leur longueur. La largeur du muscle est en rapport avec son état de contraction.

On distingue facilement, même à un faible grossissement, la double striation caractéristique (fig. 20 fig. XXVII). Le sarcoplasme qui est réticulaire et chromatophile, recouvre le muscle et pénètre entre les faisceaux. Il est lui-même enveloppé d'un fin sarcolemme.

Il y a deux sortes de noyaux : grands noyaux larvaires et petits noyaux imaginaux.

Ces deux catégories de noyaux ont été observées chez un grand nombre d'Insectes. Ils ont donné lieu à de nombreuses discussions¹.

Chez *Hyponomeuta*, on rencontre les petits noyaux déjà chez des toutes jeunes chenilles ayant à peine quitté leur repos hivernal ; les muscles sont alors encore loin d'avoir acquis leur plein développement larvaire (fig. XLXVII a).

1. KARAWAIEW (188) les a signalés pour la première fois chez une Fourmi : *Lasius flavus*. Il est amené à considérer les gros noyaux comme des myoblastes larvaires ayant perdu de bonne heure la faculté de multiplication. Les petits noyaux représentent les myoblastes imaginaux se multipliant pour leur propre compte pendant la vie larvaire et surtout au début de la nymphose.

Telle est aussi l'opinion de TERRE (1899), de PÉREZ (1907, 1910, 1911), de POYARKOFF (1910).

BERLÈSE (1893-1901) et ANGLAS (1902) pensent au contraire que les petits noyaux se forment au moment de la métamorphose par fragmentation ou bourgeonnement des gros noyaux larvaires.

Nous allons désigner les petits noyaux comme des noyaux imaginaires, les gros comme des noyaux larvaires.

Les noyaux se présentent différemment selon les réactifs employés. Chez une jeune chenille fixée au sublimé et colorée à l'hématoxyline ferrique, les grands et

les petits noyaux se présentent sous forme d'une vésicule à chromatine condensée en trois ou quatre gros amas situés au centre de la cellule. Sur des coupes traitées préalablement par des fixateurs à base de formol et colorées ensuite au glychémalum-éosine, la chromatine des noyaux est généralement dispersée uniformément et il y a un nucléole chez les larves actives. Les petits noyaux sont un peu plus chromatiques que les gros mais cette différence n'est pas toujours très sensible.

Durant la vie larvaire les petits noyaux se divisent par voie directe, les couples des noyaux se rencontrent fréquemment (fig. 20 *N*, i).

Au moment de la mue survient la multiplication caryocinétique (fig. 20.).

Quant aux gros noyaux ils ne se divisent que directement (fig. xcviii. *N*). La position des noyaux est très variable. Sur la section longitudinale d'un muscle (fig. xcviii), ils sont placés dans des renflements du sarcolemme. Certains renflements contiennent à la fois des gros et des petits noyaux, les autres ne renferment que les noyaux imaginaires ou les noyaux larvaires.

Lorsque les noyaux sont situés sur les deux faces du muscle, il arrive parfois que les noyaux allongés se trouvent sur le côté regardant l'hypoderme, les petits sur le côté tourné vers la cavité générale.

Quelquefois aussi on rencontre des noyaux au milieu du muscle, ils sont alors plus étirés et moins chromatophiles que les périphériques.

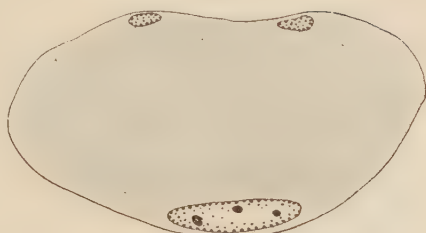


FIG. xcvii. Coupe transversale d'un muscle thoracique montrant un grand et des petits noyaux. Larve à peine sortie de son sommeil hivernal. $\times 1400$.



FIG. xlviii. Coupe longitudinale d'un muscle abdominal chez une larve adulte. *N*, noyau larve en voie de division directe; *n*, noyau imaginal. $\times 1130$.

a) Muscles abdominaux profonds

BERLÈSE (1901) a observé chez *Sericaria mori* certains muscles abdominaux persistant chez l'imago. Dans ce cas, jamais les noyaux n'individualisent autour d'eux de sarcoplasme, ni ne présentent de division caryocinétique.

PÉREZ (1911) a noté une évolution semblable pour quelques muscles abdominaux de la Guêpe. Dans ce dernier cas, les muscles perdent au cours de la nymphose leur striation transversale, ils gardent au contraire la différenciation fibrillaire.

Chez *Hyponomeuta*, un certain nombre de muscles passent également de la larve à l'imago sans subir de modifications importantes. Tels sont les muscles tégumentaires longitudinaux de la couche profonde de l'abdomen.

Chez la chenille, ces muscles ne diffèrent point des autres. Ils sont

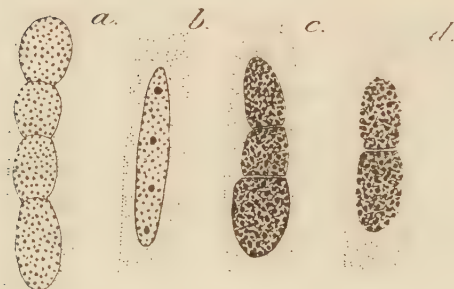


FIG. XCIX. a, b, c, d. Différents modes de division directe des noyaux larvaires. Explication dans le texte.

éosinophiles. Leurs fibres sont intimement accolées sur toute leur longueur. La double striation est nette. Les noyaux, aussi bien les gros que les petits, ont une situation périphérique. Ils sont arrondis ou ovalaires. Leurs granulations chromatiques sont assez serrées.

Au début de la nymphose, ces muscles deviennent plus courts et plus larges. Les noyaux commencent à pénétrer dans la profondeur du muscle ; là, ils s'étirent et, en même temps, changent d'aspect, leur chromatine, qui était dense, se dispose en granulations petites, distinctes les unes des autres et l'enlevant sur le fond clair des noyaux. Ceux-ci ne s'entourent jamais du cytoplasme et ne se multiplient pas par caryocinèse.

Par contre, ils présentent de très nombreuses figures de division directe, soit par bourgeonnement, soit par clivage. Dans ce dernier cas, on voit apparaître au milieu du noyau une aire claire, exempte de chromatine. C'est à cet endroit que le clivage s'opérera (fig. XCIX c, d).

Plusieurs nucléoles peuvent apparaître dans un noyau (*b*) qui donnera ensuite autant de petits noyaux qu'il y avait de nucléoles.

La division terminée, les noyaux s'éloignent, s'accroissent et se multiplient de nouveau.

Il est difficile de dire si ces noyaux émigrés dans la profondeur du muscle sont des noyaux larvaires ou des noyaux imaginaux accrus. Ils atteignent de grandes dimensions; leur taille est beaucoup plus élevée que celle des noyaux imaginaux périphériques et celle des noyaux larvaires périphériques (fig. *c*).

Dans les muscles où les transformations sont plus accentuées, ce sont, d'une façon générale, les noyaux imaginaux qui pénètrent dans la profondeur de la fibre; dans le cas qui nous occupe maintenant et où il s'agit d'un faible remaniement, il est moins facile de distinguer si les noyaux immigrés sont des noyaux larvaires ou des noyaux imaginaux notablement accrus.

Les noyaux périphériques, aussi bien les gros que les petits, se multiplient également, mais, pas plus que les noyaux profonds, ils ne s'entourent de cytoplasme et comme eux ils ne prolifèrent que par voie directe. Ils sont devenus très chromatiques. Ils se divisent par étranglement ou par clivage. Parfois un gros noyau devient très irrégulier et bourgeonne de petits noyaux.

A l'éclosion de l'imago (fig. *c a*), les muscles en question sont restés larges, éosinophiles, striés. Les fibres ne sont pas aussi intimement accolées les unes aux autres qu'elles l'étaient chez la larve et les disques transversaux sont souvent interrompus.

Les noyaux profonds sont clairs et allongés.

Les noyaux périphériques, aussi bien les gros que les petits, sont très compacts.



FIG. c. *a*, Muscle abdominal profond chez une jeune imago; *b*, même muscle chez une imago âgée. Coupe longitudinale. $\times 700$.

Ces muscles ne sont cependant pas fonctionnels, et chez l'imago âgé, ils sont en état de régression.

Ils ont beaucoup diminué de largeur (comparer *a* et *b* de la fig. c), la fibrillation longitudinale et la striation transversale ont complètement disparu. Le myoplasme même n'est plus visible, sauf au voisinage des noyaux où il persiste (*b*). Ces derniers, aussi bien les profonds que les périphériques, sont maintenant très petits.

Muscles abdominaux périphériques

Tandis que les muscles tégumentaires abdominaux profonds gardent leur aspect larvaire chez l'adulte, ceux de la couche externe évoluent vers la structure imaginale. Je prendrai comme type de ce remaniement sur place un des muscles longitudinaux qui sont situés sur les deux côtés de la face dorsale du deuxième segment abdominal de la larve. La figure 20 nous montre une section faite dans le sens de la longueur du muscle chez une chenille immobilisée au début de la nymphose. La double striation transversale se dessine nettement. Les noyaux, les grands comme les petits, sont situés de préférence dans des hernies latérales du sarcolemme. A ce stade, une différence d'aspect est manifeste dans ces deux sortes d'éléments. Dans les noyaux larvaires, les granulations chromatiques sont très serrées et le fond même du noyau est chromatophile. Dans les noyaux imaginaux, les granulations chromatiques sont espacées et le fond nucléaire est clair.

Les divisions mitotiques des petits noyaux sont très fréquentes (fig. 20). Un noyau s'accroît, individualise autour de lui une petite portion de sarcoplasme assez chromatique et entre immédiatement en caryocinèse. Les cellules myoblastiques à l'état de repos nucléaire sont très rares, je n'en ai rencontré que deux. Généralement, les noyaux ne s'entourent du cytoplasme qu'au moment de la division.

Nous voyons sur la figure 20 un myoblaste au stade de l'anaphase. A côté se trouvent deux petits noyaux accouplés. Cette disposition par paires de noyaux imaginaux est assez fréquente, elle est vraisemblablement due à une division directe. Ainsi les deux modes de multiplication se poursuivent simultanément chez la larve immobilisée.

Quant aux éléments larvaires, ils se divisent également mais toujours par voie directe. On voit sur cette même figure un de ces noyaux au début de son étranglement (*N. l.*).

Un autre phénomène s'observe encore chez la larve immobilisée. Les noyaux qui jusqu'à ce moment étaient de préférence distribués à la surface extérieure du muscle, commencent à pénétrer dans sa profondeur, ils deviennent alors allongés. Nous avons déjà vu un fait semblable se produire dans les muscles de la couche profonde et dans ce cas nous avons observé que les noyaux qui se rencontrent à l'intérieur du muscle sont très volumineux. Il n'en est pas ainsi pour les muscles remaniés que nous étudions à présent. Ici ce sont les petits noyaux imaginaires qui s'enfoncent dans la profondeur.

La mue nymphale intervient et les phénomènes décrits continuent à se manifester.

Dans la partie profonde du muscle, le nombre des petits noyaux est considérable.

Vers la moitié de la première journée après la mue nymphale et tandis que le muscle garde encore sa striation transversale, les noyaux imaginaires profonds s'enveloppent d'une couche de cytoplasme légèrement chromatophile et se transforment en des myoblastes effilés à leurs deux extrémités. Sur les préparations, on les rencontre isolés ou bien réunis entre eux par leurs prolongements myoplasmiques (fig. CI *m*). Ils sont toujours situés parallèlement à la longueur du muscle. Les dimensions de ces cellules sont très variées, certaines sont plus petites que les noyaux imaginaires restés périphériques.

La substance contractile disparaît au contact des myoblastes et le muscle dès lors présente des crevasses (fig. CI).

Au deuxième jour après la mue nymphale, le muscle perd sa striation transversale, tandis que la fibrillation longitudinale persiste encore quelque temps. La figure 12 montre le muscle à ce stade (j'ai indiqué la fibrillation longitudinale par quelques traits). Le muscle devient légèrement chromatophile. Les myoblastes prolifèrent.

Au début du troisième jour, on ne distingue plus le sarcolemme, en même temps, la fibrillation longitudinale disparaît, le muscle devient franchement chromatophile. En s'appropriant une partie du sarcoplasme et en s'insinuant entre les fibrilles, les myoblastes provoquent la dislo-

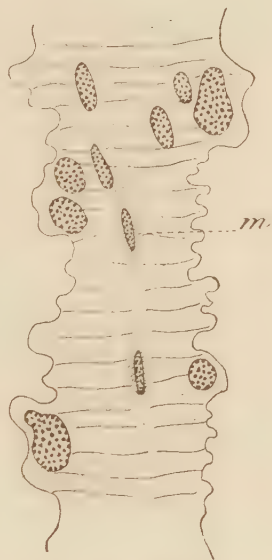


FIG. CI. Coupe longitudinale d'un muscle abdominal superficiel. *m* myoblaste. Nymphe de vingt-quatre heures. $\times 1130$.

cation du muscle (fig. 23) qui se clive en colonnettes minces et serrées (fig. CII). La relation entre l'existence des cellules myoblastiques et le phénomène de clivage est manifeste. Dans les muscles de la couche profonde où les noyaux ne s'entourent jamais d'une portion de cytoplasme, le clivage n'a pas lieu.

Les myoblastes libérés entre les colonnettes prolifèrent (fig. CII). Leur multiplication effectuée, ils se fusionnent avec les fibrilles, s'éclaircissent et à partir de ce moment ne se divisent plus que par voie directe, soit binaire, soit multiple.

Cependant, tous les noyaux imaginaires ne se sont pas transformés en cellules myoblastiques, certains persistent à l'intérieur de colonnettes et se divisent sur place amitotiquement.

Quant aux gros noyaux larvaires, certains sont expulsés lors du clivage à l'extérieur de la fibre où ils deviendront la proie des phagocytes. Cependant, ce n'est que la plus faible partie d'entre eux qui subit une telle destruction.

Le plus grand nombre de ces éléments persiste ; on les trouve dans les colonnettes déjà clivées et comme, d'autre part, on n'observe jamais de chromatolyse à l'intérieur d'une fibre, il faut croire que ces gros noyaux se transforment en petits noyaux définitifs. Les

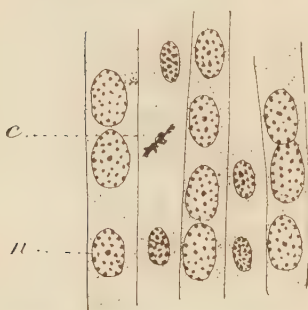


FIG. CII. Coupe longitudinale d'un muscle abdominal superficiel en voie d'évolution. La striation transversale et la fibrillation longitudinale ont disparu. Le muscle s'est clivé en colonnettes parmi lesquelles circulent les myoblastes. n, noyau imaginal; c. caryocinèse. Nymphe de trois jours. $\times 1400$.

aspects variés que l'on rencontre rendent cette hypothèse très admissible. Un gros noyau en se clivant peut donner naissance à plusieurs plus petits. Par exemple, sur la figure XCIX (c. d.) nous en voyons un divisé en deux parties, un autre en trois. On peut facilement s'imaginer que ce clivage continuant et les noyaux devenant de plus en plus petits, il arrivera un moment où on ne pourra plus les distinguer des noyaux imaginaires.

D'autre part, un gros noyau peut d'emblée se fragmenter en une série de petits. On rencontre en effet dans certains noyaux (fig. XCIX b) plusieurs nucléoles (trois ou quatre par exemple) et autour de chacun d'eux s'individualisera une portion de la chromatine. Ceci est semblable à ce que nous avons décrit à propos des muscles profonds (Cf. p. 174).

C'est vers la neuvième ou dixième journée que commence à apparaître

la structure fibrillaire et la striation transversale. Les fibres ne s'accroissent plus beaucoup, elles restent minces à l'état imaginal.

Le muscle devient éosinophile, son sarcoplasme se dessine.

Quant aux noyaux, certains sont déjà devenus profonds tandis que beaucoup d'entre eux sont encore superficiels. Ils continuent de se diviser par étranglement.

Ce processus de remaniement que nous venons de décrire est général pour tous les muscles tégumentaires abdominaux de la couche externe ; cependant, chacun d'eux pourra présenter au cours de sa métamorphose des variations individuelles. Ainsi, pour n'en citer qu'un exemple, on rencontre au voisinage des muscles longitudinaux du premier segment abdominal de très nombreuses sphères de granules : peut-être dans ces muscles les gros noyaux larvaires disparaissent-ils en plus grand nombre.

Muscles thoraciques à évolution tardive

Chez *Hyponomeuta*, les muscles thoraciques n'évoluent pas tous de la même façon ni dans le même temps. Les muscles tégumentaires périphériques et quelques muscles profonds commencent à se différencier de bonne heure. La plupart de ceux qui se trouvent situés plus profondément gardent leur caractère larvaire jusqu'au deuxième jour après la mue nymphale.

C'est par les muscles à évolution tardive que je commencerai cette étude ; elle nous sera facilitée par celle que nous avons faite au préalable des muscles abdominaux périphériques.

Chez la larve, sur la face ventrale du deuxième segment thoracique, il y a de chaque côté du corps un groupe de six muscles longitudinaux. Ils présentent la double striation transversale et les deux catégories de noyaux caractéristiques.

Chez la jeune nymphe, tout le corps se rétracte et de ce fait les muscles se trouvent plus rapprochés de la chaîne nerveuse. Sur une coupe transversale, on voit qu'ils sont situés latéralement par rapport au ganglion nerveux, dans une position tantôt un peu dorsale par rapport à lui, tantôt au même niveau. Leur situation permet de les reconnaître à des stades différents de leur évolution.

Sur la coupe transversale, on distingue dans chaque groupe quatre muscles dont la situation est profonde et deux autres qui sont un peu plus superficiels.

Les différents muscles, tout en étant rapprochés entre eux, gardent leur individualité pendant un certain temps, puis finissent par se confondre.

La figure CIII nous montre la coupe longitudinale d'un des muscles profonds vers la fin de la première journée après la mue nymphale. La striation transversale se dessine encore, mais avec peu de netteté. Les disques sont plus rapprochés qu'ils ne l'étaient chez la larve. La fibrillation longitudinale est devenue très nette. (Je n'ai pas représenté toutes ces

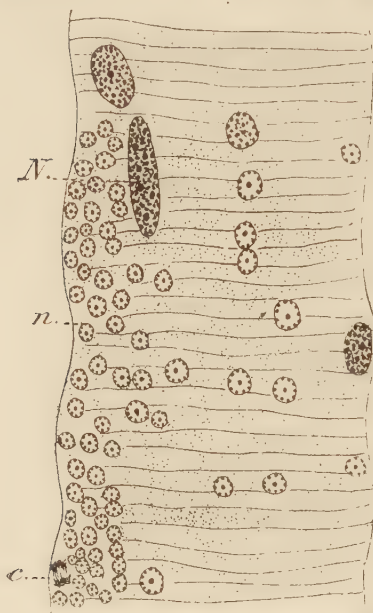


FIG. CIII. Coupe longitudinale d'un muscle thoracique à évolution tardive. Les petits noyaux myoblastiques sont très nombreux ; un d'eux est en train de se diviser par voie caryocinétique. $\times 1130$.

particularités sur mon schéma. Les gros noyaux larvaires (N.) y sont rares, par contre les noyaux imaginaux (n.) sont nombreux et situés de préférence sur l'une des faces du muscle, certains sont en train de se multiplier (c.).

Dans les muscles superficiels, les gros noyaux larvaires se rencontrent plus fréquemment.

Vers la fin de la deuxième journée, après la mue nymphale, les muscles ont perdu leur striation transversale, ils sont devenus chromatophiles ; les muscles superficiels le sont un peu moins que ceux situés profondément. Dans les uns et les autres, les myoblastes commencent à s'individualiser, quelques-uns prolifèrent. La figure 23 de la planche V qui représente la coupe d'un muscle abdominal peut également s'appliquer aux muscles thoraciques qui

nous occupent maintenant. La figure CIV montre une portion d'un muscle superficiel thoracique. Nous y voyons trois myoblastes (m), le myoplasme a disparu à leur contact.

On distingue sur la même figure plusieurs noyaux larvaires (N), l'un d'eux s'est transformé en un paquet de petits noyaux imaginaux (N. i.)

Chez la nymphe de trois jours, les muscles profonds se sont clivés en libérant les myoblastes (fig. 28).

1. Si l'on compare ces myoblastes avec les cellules que POSPIELOW interprète comme des cellules trachéales, (voir fig. 69 de POSPIELOW) on arrive à cette conclusion qu'il s'agit là d'éléments analogues. Il est donc possible que l'évolution des muscles des *Bombycides* ne diffère pas sensiblement de celle d'*Hyponomeuta*.

Dans les muscles superficiels, l'individualisation des myoblastes ne joue qu'un faible rôle. Nous avons déjà vu que les gros noyaux larvaires étaient particulièrement abondants dans ces muscles; on les retrouve en grand nombre à l'intérieur des fibres clivées. Ils présentent des aspects très variés. Certains d'entre eux semblent bourgeonner activement et donner de petits noyaux plus ou moins nombreux (fig. 24, 25 et 26).

Sur la figure 26 les petits noyaux sont encore réunis entre eux. Le bas de la figure 25 présente de nombreux noyaux distincts les uns des autres; ils proviennent sans doute de la dislocation d'un groupement analogue à celui que j'ai décrit précédemment (fig. 26). Ceci peut être un stade ultérieur du bourgeonnement.

Les petits noyaux résultant du bourgeonnement d'un noyau larvaire ne s'individualisent pas en des cellules myoblastiques; ils persistent à l'intérieur de la fibre en donnant directement les noyaux imaginaires¹.

Si quelques-uns des noyaux larvaires échappent ainsi à la destruction, un grand nombre d'entre eux cependant disparaissent définitivement. Sur les figures 24 (*chr.*) et 25 (*a*) de la planche V, nous voyons parmi les noyaux présentant un aspect normal, d'autres dont l'état pycnotique ne laisse aucun doute.

La dégénérescence des noyaux et d'une portion de la substance musculaire même devient encore plus évidente sur d'autres coupes.

Examinons une coupe longitudinale d'une nymphe âgée de trois jours. Sur la portion gauche de cette figure (27), nous voyons des fragments des muscles superficiels atrophiés et de nombreux phagocytes (*ph.*, *p.*, *ph. f.*, *sg.*) qui circulent parmi eux. Ils sont de tailles variables, en rapport avec le nombre et le volume de leurs inclusions. Celles-ci sont formées par des amas de chromatine plus ou moins condensée, entourée ou non d'une substance se colorant en violet par l'hématéine.

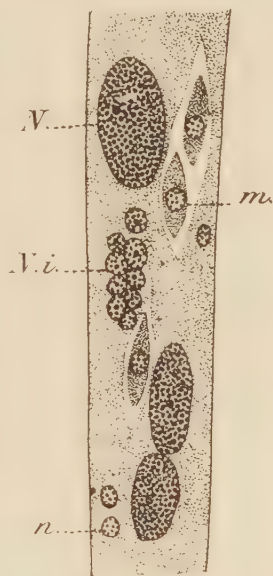


FIG. 27. Coupe longitudinale d'un muscle thoracique à évolution tardive. *m.*, myoblaste. Nymphé âgée de quarante-huit heures. $\times 1130$.

1. Il y a ici sans doute quelque chose d'analogue à ce que ANGLAS a observé chez la Guêpe. « Les noyaux larvaires produisent également par division directe (fragmentation ou bourgeonnement), des éléments nucléaires beaucoup plus petits, qui ne quittent point la fibre et constitueront les noyaux imaginaires. »

Sur la même figure on voit un phagocyte en forme de croissant (*p*) englobant une énorme portion de substance dégénérée, tandis qu'au-dessus de lui un phagocyte voisin (*ph. f.*) s'est complètement replié sur lui-même en enfermant son inclusion.

Pendant ce temps, les différents muscles du même groupe se sont beaucoup rapprochés.

On peut rencontrer côte à côte des fragments musculaires en dégénérescence appartenant aux muscles superficiels du groupe et des ébauches musculaires qui se sont formées aux dépens des muscles profonds du groupe (fig. 27, pl. V, *n. i.*).

En présence de cette différence d'aspect, on serait tenté de considérer les colonnettes chromatophiles (*n. i*) comme des fibres de néoformation évoluant à partir des myoblastes embryonnaires.

L'alternance des phénomènes d'histolyse et d'histogénèse, que nous avons constaté, a pu induire les auteurs en erreur, et leur faire croire à la disparition entière des muscles de la larve.

Cependant, en explorant attentivement les colonnettes chromatophiles, on retrouve toujours des gros noyaux attestant qu'il s'agit bien des muscles larvaires en voie de remaniement (fig. 27, 28).

Les myoblastes qui, lors du clivage du muscle, ont été mis en liberté dans les espaces interfibrillaires, se multiplient activement (fig. 28). Plus tard, ils s'accollent aux fibres.

Les colonnettes qui, au début, étaient très serrées ne laissant que peu d'espace libre entre elles, s'écartent de plus en plus, livrant ainsi passage aux leucocytes et aux phagocytes ; le rôle principal de ces derniers paraît être surtout d'amener les substances nutritives aux fibres en évolution. Mais ils englobent également les boules de dégénérescence provenant des gros noyaux larvaires.

Les colonnettes ne se fusionnent pas entre elles ; elles persistent telles quelles en s'épaississant et se transforment en autant de fibres imaginaires qu'il y avait de fuseaux. Elles n'atteignent jamais la taille des muscles pectoraux. A l'état définitif, ils ont l'aspect d'un cylindre nettement strié et dont les noyaux sont en partie axillaires, en partie périphériques. Ils continuent à se multiplier chez l'imago.

En ce qui concerne les gros noyaux larvaires, ceux qui appartiennent aux fibres profondes du groupe se comportent de la même manière que les noyaux des muscles abdominaux que nous avons déjà étudiés, c'est-à-dire en se clivant (fig. XCIX *c, d*), ils se transforment en des noyaux définitifs ;

quelques-uns tombent lors du clivage du muscle dans la cavité générale et là sont phagocytés.

Pour les fibres superficielles du groupe, il est certain qu'une grande partie de noyaux larvaires disparaissent en même temps que le myoplasme même.

A en juger d'après les préparations des nymphes de trois jours, on peut admettre que certains de ces noyaux, par un bourgeonnement actif, se transforment en un paquet de noyaux imaginaires et échappent ainsi à la mort (fig. 25, 26). Je m'empresse cependant d'ajouter que, dans bien des cas, on pourrait interpréter ces aspects irréguliers des gros noyaux non comme un début de fragmentation en de petits noyaux, mais comme un début de chromatolyse du gros noyau même.

Nous nous trouvons ici dans un cas analogue à celui que CH. PÉREZ (1911) a décrit pour certains muscles de *Polistes*. Il dit, p. 75 : « ... Dans l'une des colonnes de myoplasme, on voit un ancien noyau qui prend une forme bourgeonnante. Peut-être ce noyau se divise-t-il ensuite directement en petits noyaux imaginaires. Peut-être aussi n'est-ce là que l'annonce d'une dégénérescence... »

En somme, l'évolution de ces muscles rappelle dans ses traits généraux celle des muscles abdominaux de la couche externe. Ici cependant, l'alternance des fibres (riches en noyaux imaginaires) qui persistent en évoluant et d'autres (pauvres en noyaux imaginaires) qui disparaissent presque entièrement, rend plus difficile la compréhension de leur métamorphose.

Muscles thoraciques à évolution précoce

J'étudierai maintenant les muscles thoraciques à transformation tardive. Les muscles du vol et les muscles extrinsèques des pattes nous serviront comme types. Je prendrai comme point de départ un des muscles qui chez l'imago donneront les muscles vibrateurs longitudinaux. Chez la jeune larve, ils ne diffèrent pas beaucoup de ceux, profonds, dont le remaniement est plus tardif. Ils présentent comme ceux-ci de gros et de petits noyaux ; ces derniers sont peut-être seulement un peu plus nombreux que dans les autres muscles du corps. Chez la larve âgée, lorsqu'elle a cessé de manger et au moment où elle rejette son intestin, on voit apparaître dans ces muscles des cellules particulières à cytoplasme dense et chromatique, à noyaux volumineux.

L'aspect de ces cellules et leur évolution ultérieure permettent d'ad-

mettre qu'il s'agit ici des myoblastes. Cependant, par leur forme et leur situation par rapport au muscle, ils diffèrent beaucoup des myoblastes que l'on rencontre dans les muscles abdominaux et dans les muscles thoraciques que nous avons étudiés précédemment (v. fig. 23 m, fig. c1).

Nous avons vu que dans ces derniers les myoblastes sont toujours parallèles au muscle. Le contraire a lieu ici ; les myoblastes sont disposés transversalement au muscle. Ceci se voit bien sur la figure 29 qui représente une coupe mi-rasante du futur muscle vibrateur longitudinal. Cette figure rappelle celle (fig. 231) de BERLESE relative au *Polistes*.

La situation perpendiculaire des myoblastes (sarcocytes) par rapport au muscle est semblable dans les deux cas.

Dans les deux cas aussi, il s'agit des éléments qui ont pris naissance à l'intérieur même du muscle. Seulement BERLESE croit à tort qu'ils se sont tous formés aux dépens des gros noyaux larvaires qui se seraient fragmentés. J'ai eu déjà l'occasion de signaler l'existence de petits noyaux imaginaux chez les toutes jeunes larves (v. fig. xcvii).

Pour POSPIELOW, les cellules qu'il rencontre dans le muscle, chez la larve âgée, ont une signification tout à fait autre. Ce sont des cellules mésenchymateuses, des cellules trachéales, des cellules à noyaux granuleux. Ne serait-il pas possible que, sous ces différentes dénominations, POSPIELOW confonde les myoblastes ? On pourrait le croire d'après ses figures 56 et 58.

Revenons maintenant à la figure 29. Elle nous montre que les myoblastes sont situés principalement sur une des faces du muscle strié. Leur réunion correspond au « Kernstrang » de Korotneff. Cependant, la substance musculaire (faisceau primitif) ne se résorbe pas comme le pense Korotneff, elle est utilisée dans l'édification des muscles nouveaux.

Les myoblastes (fig. 29 et fig. 31), aussi bien ceux qui se trouvent à la périphérie que ceux qui sont situés profondément dans le muscle, prolifèrent activement. En même temps, ils s'insinuent entre les fibres et provoquent leur clivage. A ce moment, le muscle est encore éosinophile et a conservé sa striation transversale (fig. 29) ; celle-ci est particulièrement nette au voisinage de l'insertion du muscle sur l'hypoderme. Elle s'atténue lorsqu'on s'en éloigne. Les grands et les petits noyaux se voient nettement. La figure 31 ne nous montre que ceux de la deuxième catégorie, mais les gros noyaux se voient distinctement sur les coupes suivantes.

Chez la larve prête à se nymphoser, la striation a complètement disparu, le muscle est séparé en de minces traînées chromatophiles (fig. 30) contenant des noyaux pauvres en chromatine (*n. i.*). Il est difficile de dire si ce sont des noyaux n'ayant pas quitté la fibre ou des noyaux provenant des myoblastes qui lui sont fusionnés. On trouve en effet déjà à ce moment des myoblastes (*m*) accolés aux colonnettes. D'autres errent entre les fibrilles et continuent à se multiplier.

A ce moment, les ébauches musculaires sont très différentes des anciens muscles de la chenille. Cependant, leur insertion sur l'hypoderme et les gros noyaux (*N. l.*) qui persistent de place en place permettent de décèler leur provenance. A ce stade d'évolution, la complication d'aspect des coupes a pu en faciliter une fausse interprétation et faire considérer ces muscles comme dus à une néoformation complète. Nous avons vu qu'il n'en est rien.

On pourrait peut-être objecter que les gros noyaux se rencontrent trop rarement pour servir de preuve à l'origine larvaire de ces formations. Mais si l'on considère que, par suite de la multiplication intense et continue des myoblastes, les ébauches des futurs muscles du Papillon sont déjà énormes par rapport à ceux de la chenille, on conviendra que le nombre de noyaux larvaires ne peut être que très minime par rapport aux autres, imaginaires.

La mue nymphale intervient. Chez la jeune nymphe, les massifs musculaires occupent déjà la position qu'ils auront chez l'adulte.

Ainsi, on reconnaît très tôt les futurs muscles longitudinaux vibrateurs et les dorso-ventraux extrinsèques des pattes dont l'insertion larvaire sur l'hypoderme est encore restée intacte.

La prolifération des myoblastes continue, elle atteint son maximum d'intensité chez les nymphes de trois jours. La figure 32 nous en donne un exemple ; elle représente une portion du futur muscle dorso-ventral du troisième segment thoracique. Nous y voyons sur un espace relativement petit six caryocinèses.

En même temps, d'autres myoblastes (*m*) ayant déjà achevé leurs divisions répétées s'appliquent contre les colonnettes. Une fois fusionnés avec elles, leurs noyaux changent d'aspect ; par suite d'une disposition différente de la chromatine, ils sont devenus plus clairs qu'ils ne l'étaient à l'état libre.

On distingue alors dans les fibres des noyaux peu chromatiques, très finement granuleux (fig. 18 *n. i.*) et situés le plus souvent sur une des faces

de la fibre (fig. 32 *n. i.*). Ces noyaux sont isolés ou bien disposés par couples, ou par lignées de plusieurs noyaux. Mais très souvent on voit de longues traînées parsemées de fines granulations et dans lesquelles il devient impossible de distinguer des limites nucléaires (fig. 32). Il s'agit ici probablement d'un noyau myoblastique qui s'est ainsi accru pour se diviser ensuite d'une manière multiple et donner d'emblée une lignée de petits noyaux.

A partir de la troisième journée après la mue nymphale, les colonnettes jusqu'alors très serrées entre elles, s'écartent un peu et permettent ainsi l'afflux des phagocytes. Ces derniers jouent d'une part un rôle nutritif en apportant les substances nécessaires à l'accroissement des fibres en évolution, d'autre part un rôle évacuateur en englobant les déchets divers provenant de ces mêmes fibres. En effet, jusqu'à ce moment les produits de dégénérescence se rencontraient rarement. Ce n'est que lorsque l'évolution musculaire est déjà avancée que les produits non utilisés sont éliminés. Sur la figure 32 qui représente une portion des muscles dorso-ventraux chez une nymphe de trois jours, on voit de volumineux amas d'une substance éosinophile granuleuse contenant des boules chromatiques de formes variées (*s.*). Des aspects similaires se rencontrent dans les muscles longitudinaux vibrateurs.

Ces amas en voie de destruction se rencontrent jusqu'à un stade assez avancé, ils sont encore très fréquents chez les nymphes de six et sept jours. Sur la figure 19 (*s.*), nous voyons parmi les fibres une de ces formations où la chromatine en pycnose est éparpillée dans la substance éosinophile même.

Sur le dessin de la coupe, on voit seulement deux leucocytes (*i.*) attendant à la masse cytoplasmique, mais sur les coupes suivantes, leur nombre est beaucoup plus considérable autour de la substance dégénérée. Parfois aussi des noyaux leucocytaires se rencontrent à l'intérieur même des déchets musculaires. En dernier lieu, les phagocytes bourrés de corps éosinophiles et chromatophiles se transforment en des sphères de granules (fig. 18 *sg.*). Il est probable que la substance nutritive provenant des déchets musculaires élaborés par les phagocytes est ensuite réemployée par les muscles en accroissement.

Pendant ce temps, les ébauches musculaires, elles-mêmes, se sont transformées. Vers la quatrième journée après la mue nymphale, les divisions indirectes des myoblastes deviennent plus rares. On ne les rencontre plus au cinquième jour. L'accolement des myoblastes se poursuit

toujours. Vers le septième jour, leur réunion avec les fibrilles s'étant effectuée, il n'y a plus de myoblastes libres entre les colonnettes (fig. 19). Celles-ci ont beaucoup augmenté de taille par suite de leur fusion avec les myoblastes. Leur croissance continue encore longtemps après cette fusion.

A partir du septième jour, les ramifications trachéennes commencent à envahir les fibres. Leur pénétration a lieu par des prolongements cytoplasmiques, venant s'insinuer au-dessous du sarcolemme. Les cellules terminales des trachées restent toujours externes par rapport à lui.

Vers le dixième jour de la nymphose, la striation transversale apparaît, les fibres se sont notablement éloignées les unes des autres et dans ces espaces intermusculaires cheminent les leucocytes et les cellules grasses. Les noyaux musculaires petits et peu chromatiques sont d'abord tout à fait périphériques et soulèvent le sarcolemme, puis pénètrent plus profondément : à partir du treizième jour, la surface de fibres musculaires devient uniformément lisse. Les divisions directes des noyaux imaginaires continuent même chez l'imago et les noyaux accouplés sont très fréquents. On peut aussi trouver au centre de la fibre une longue traînée nucléaire dans laquelle les limites nucléaires restent indistinctes. C'est en somme une disposition de noyaux analogue à celle que nous avons vue dans la fibre non encore différenciée (fig. 32).

Un point doit encore nous retenir. Que sont devenus les gros noyaux larvaires ?

Il est encore plus délicat de répondre à cette question pour les muscles thoraciques à évolution précoce, que pour les muscles abdominaux et les muscles thoraciques à évolution tardive. En effet, dans ces derniers, nous avons vu les gros noyaux se cliver (fig. XCIX) ou bien bourgeonner brusquement un grand nombre de petits noyaux (fig. 25, 26). Dans les muscles thoraciques à évolution précoce, je n'ai pas rencontré d'aspect aussi net.

Il est possible qu'un certain nombre de ces gros noyaux dégénèrent. Mais il est probable qu'ils ne disparaissent pas tous de cette façon au cours de la métamorphose.

Revenons pour un moment à la figure 30 représentant une portion d'un muscle chez une larve immobilisée depuis plusieurs jours. Nous voyons le clivage intéresser non seulement les fibres, mais aussi un gros noyau qui est en partie déjà divisé dans sa longueur (N. 1^{er}). Les fragments des noyaux entourés d'une zone de cytoplasme peuvent à la suite d'un clivage semblable glisser entre les colonnettes et là tomber en dégénérescence.

Cependant, chez les larves au repos et chez les toutes jeunes nymphes (première journée), les boules de dégénérescence se rencontrent peu fréquemment parmi les colonnettes. Comme d'autre part les gros noyaux larvaires sont de plus en plus rares (j'en ai trouvé par hasard chez une nymphe de trois jours, fig. 18 N. /.), et à la fin disparaissent complètement, on pourrait supposer qu'ils se transforment parfois eux-mêmes en noyaux imaginaires.

Il faudrait alors admettre que les gros noyaux larvaires changent d'aspect, que leurs granulations chromatiques s'éclaircissent au lieu de rester serrées entre elles, que le fond des noyaux devient pâle au lieu d'être chromatophile. Ces noyaux ainsi transformés se diviseraient ensuite en petits noyaux définitifs.

Il est en effet souvent difficile de dire si une trainée nucléaire, comme on en rencontre fréquemment dans les fibres en évolution, représente un ancien noyau larvaire fragmenté ou un myoblaste fortement accru et non encore divisé. Comme on le voit, la question est difficile à résoudre. Ici aussi un rapprochement peut être établi entre *Hyponomeuta* et la Guêpe.

Voici ce que dit PÉREZ de ces gros noyaux (p. 78) : « Que deviennent les gros noyaux larvaires ? Ici encore je n'apporterai point une solution complète et définitive, en raison de la variété extrême de tailles des noyaux en voie de division directe que l'on trouve au sein des plages musculaires, et de l'impossibilité où l'on se trouve par suite, de décider sans ambiguïté si l'on est en présence d'un noyau larvaire ou d'un noyau myoblastique démesurément accru.

« En effet, une fois que les myoblastes imaginaires se sont fusionnés avec les plages musculaires, ils peuvent présenter un accroissement extraordinaire avant de se diviser ; ainsi ils s'étirent en longues trainées (fig. 74, 96) dont il est difficile de fixer le maximum de taille, car on les voit souvent sortir de l'épaisseur de la coupe avant d'avoir atteint leur terminaison naturelle.

« Aussi, en présence d'un large noyau en voie de division multiple, et qui va donner simultanément tout un essaim de petits noyaux (fig. 75, 97), on est en droit de se demander s'il s'agit vraiment d'un cas extrême du phénomène précédent, ou tout simplement de la division multiple d'un noyau larvaire¹. »

1. Chez la Galéruque de l'Orme, POYARKOFF (1911) n'admet pas la division des gros noyaux larvaires en petits noyaux imaginaires.

Dans ce cas les noyaux imaginaires se fragmentent au moyen de vacuoles, tandis que les noyaux larvaires se divisent par étranglement. L'auteur ne croit pas que les noyaux amitotiques (larvaires) puissent changer leur mode de division. Ceci lui permet d'affirmer que les muscles imaginaires sont formés uniquement aux dépens des noyaux mitotiques et que tous les noyaux amitotiques sont englobés par les phagocytes.

Résumé

Quelques muscles chez *Hyponomeuta* disparaissent pendant la métamorphose (p. ex. les muscles adducteurs de la mandibule).

La plupart d'entre eux passent à l'imago.

Dans les muscles remaniés qui nous ont servi de type (muscles du vol, muscles thoraciques profonds, muscles abdominaux superficiels et aussi dans les muscles adducteurs du pharynx), l'évolution suit une même loi générale. Les petits noyaux imaginaires s'individualisent et constituent des myoblastes qui, s'insinuant entre les fibrilles du muscle, provoquent sa dislocation en colonnettes. Les myoblastes prolifèrent caryocinétiquement puis se fusionnent avec les fibres. A partir de ce moment, ils ne se divisent plus que par voie directe.

Comme nous l'avons vu, la question des gros noyaux larvaires est très compliquée et difficile à élucider. Une partie de ces gros noyaux disparaît par dégénérescence. Certains d'entre eux persistent et, par division directe, donnent naissance à des noyaux imaginaires. Il ne faut pas cependant attribuer à cette fragmentation le sens exclusif que lui donne BERLESE.

Comme je l'ai déjà dit, d'après cet auteur, tous les noyaux imaginaires tirent leur origine des noyaux larvaires, tandis qu'il résulte de ce que j'ai pu observer que les petits noyaux ont, dès le début de la vie larvaire, une individualité très nette. Dans la formation des noyaux imaginaires, les gros noyaux n'interviennent que pour une faible part.

La métamorphose des muscles chez les Lépidoptères (*Hyponomeuta*) se rapproche particulièrement de celle de la Guêpe (PÉREZ, 1911) ; elle présente d'autre part des analogies avec celle des Hyménoptères (PÉREZ, 1903, 1911) et des Coléoptères (Galéruque, POYARKOFF, 1910) en ce sens que l'origine des myoblastes est interne par rapport au muscle larvaire.

Les Muscides (PÉREZ, 1910) forment une catégorie à part, les myoblastes sont extérieurs au muscle larvaire.

Un fait général se dégage de l'étude des muscles remaniés dans les différents groupes d'Insectes que je viens d'énumérer.

Dans les muscles, la substance contractile perd d'une manière transitoire sa striation¹ caractéristique, elle la réacquiert ensuite. Le muscle passe par un état de non fonctionnement auquel correspond la dédifférenciation de sa structure.

1. Les muscles abdominaux profonds de *Hyponomeuta* font ici exception. Leur striation persiste durant toute la nymphose.

Insertions musculaires

Les insertions musculaires ont été étudiées récemment par CH. PÉREZ (1910) chez *Calliphora*.

Chez *Hyponomeuta* comme chez les autres Insectes, l'insertion des muscles se fait selon deux modes : s'ils sont du type associé, ils s'insèrent sur la cuticule au moyen d'un tendon ; s'ils sont isolés, le passage des muscles à la cuticule se fait par l'intermédiaire des cellules tendineuses.

Je ne noterai ici que quelques remarques que j'ai faites au cours de la nymphose :

Les cellules tendineuses appartenant aux muscles histolysés dégénèrent ; leurs fragments sont phagocytés après être tombés dans la cavité générale. La chromatolyse de ces cellules a lieu, tandis que, dans les fibres mêmes, les modifications survenues sont encore très peu importantes (exemple : muscles adducteurs de la mandibule).

Lorsqu'il s'agit des muscles remaniés sur place, les cellules se comportent différemment. J'ai plus spécialement observé les insertions des muscles dorso-ventraux extrinsèques des pattes, et des muscles longitudinaux vibrateurs.

Au début de la métamorphose, les cellules tendineuses s'allongent énormément, leurs noyaux se disposent à des niveaux différents (fig. 18 c. t.).

Pendant la première journée, après la mue nymphale, la différenciation de l'ancien muscle larvaire est déjà très avancée ; cependant son insertion fixe sur l'hypoderme persiste intacte. Pendant la deuxième et la troisième journées (fig. 18), les liens qui réunissent les fibres aux cellules tendineuses se rompent, les tractus filamenteux partant de l'hypoderme (*h*) ne se rattachent plus aux fibres. On voit apparaître à la limite de l'hypoderme et des muscles une zone dans laquelle les particules du cytoplasme déchiqueté présentent un aspect craquelé (*z. r.*). Des boules de dégénérescence (*s.*) abondent dans toute cette région. Elles sont de volume et de teintes différentes allant du rose pâle au violet sombre (éosine-glychémalun). Souvent ces boules cytoplasmiques se rencontrent seules, mais généralement elles contiennent une ou plusieurs granulations chromatiques ; ces dernières peuvent également être condensées. Les boules se trouvent aussi entre les fibres musculaires, il est donc probable que des noyaux et un peu de myoplasme disparaissent de cette sorte. Des phagocytes repus, bourrés de produits de dégénérescence, se trouvent un peu partout (*sg*).

Pendant ce temps, les myoblastes continuent à proliférer, les fibres s'accroissent et se différencient. Vers la septième journée après la mue nymphale, elles viennent s'anastomoser avec l'épithélium de l'hypoderme, maintenant aplati.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Résumé

Je résumerai dans ce chapitre les principaux résultats de mon travail.

Tissu adipeux. — Chez la larve, les cellules grasses se multiplient au moment des mues. Le tissu adipeux passe presque entièrement de la larve à l'imago. Quelques cellules disparaissent au cours de la nymphose.

Affinités entre les éléments gras et les éléments sanguins. — La parenté embryonnaire entre les éléments du sang et ceux du tissu adipeux se manifeste d'une façon durable pendant toute la vie larvaire. On rencontre en effet, jusqu'à la dernière mue de la chenille, dans les segments thoraciques et abdominaux des foyers mixtes de cellules adipeuses et de leucocytes.

Les affinités entre ces éléments ne se bornent pas à leur origine.

Les leucocytes, de même que les cellules adipeuses, peuvent se gorger de réserves grasses et albuminoïdes. Les cellules grasses comme les leucocytes peuvent prendre part à la phagocytose.

Œnocytes. — Il y a deux générations d'œnocytes. Les œnocytes larvaires se divisent par voie directe et diminuent ainsi de taille. Ils dégénèrent vers le milieu de la vie nymphale.

Les œnocytes imaginaux apparaissent pendant le dernier âge larvaire ; ils se forment aux dépens de l'hypoderme. Ils se multiplient activement par clivage.

Les œnocytes (larvaires et imaginaux) sécrètent un produit spécial. Dans les œnocytes imaginaux la fonction sécrétrice est particulièrement intense au début de la métamorphose ; elle s'atténue chez la chrysalide âgée.

Les œnocytes (surtout les œnocytes larvaires) bourgeonnent de petits amibocytes, qui peuvent être envisagés comme des œnocytes migrants.

Hypoderme. — L'hypoderme est remanié sur place. Au début de la métamorphose, les éléments éliminent des produits de dégénérescence

(sous forme de sphères), ils subissent ainsi une épuration et prolifèrent en même temps.

Ce double processus cesse quelque temps avant la mue nymphale, puis reprend chez la jeune chrysalide. On peut considérer ce stade d'arrêt, intercalé entre deux temps d'activité cellulaire, comme correspondant à une période d'état caractérisant un stade morphologique nymphal.

Les cellules formatrices des poils, les glandes de mue disparaissent au cours de la métamorphose, leur dégénérescence est spontanée, les fragments, après être tombés dans la cavité générale, deviennent la proie des phagocytes.

Les cellules qui donnent naissance aux écailles commencent à s'individualiser vers la fin de la première journée après la mue nymphale.

La Glande ventrale s'atrophie chez la jeune nymphe, les phagocytes n'interviennent que très tardivement.

La Glande mandibulaire disparaît pendant la métamorphose. Les leucocytes pénètrent sous sa basale à un moment, où certaines cellules sont déjà chromatolysées, où d'autres présentent encore un aspect normal. Dès qu'un élément est fragmenté, ses particules sont immédiatement englobées par les phagocytes.

Appareil séricigène. — La portion sécrétrice de l'organe est phagocytée au cours de la nymphose. Le conduit persiste, rejette sa basale, en reforme une autre. Les noyaux bourgeonnent activement et se ramifient, le cytoplasme s'accroît et se différencie. Une nouvelle glande se forme aux dépens de l'ancien canal évacuateur de l'appareil séricigène.

Tubes de Malpighi. — La portion des tubes de Malpighi contournée autour du rectum disparaît par phagocytose pendant la métamorphose. Les six canaux, qui flottent librement dans la cavité générale, passent de la larve à l'imago après s'être débarrassés de leur ancienne basale et avoir reconstitué une nouvelle.

Épithélium de l'intestin moyen. — L'intestin moyen ne présente pas de rénovations épithéliales consécutives aux mues larvaires (contrairement à ce que VERNON a décrit chez *Bombyx*). Au début de la métamorphose, les cellules imaginales sœurs de cellules épithéliales fonctionnelles reconstituent un épithélium nouveau. Pendant la nymphose, les éléments rejettent des boules de dégénérescence et subissent ainsi une épuration (cf. hypoderme). Si au point de vue morphologique le même épithélium persiste chez la nymphe et chez l'imago, sa constitution intime est cependant modifiée par le fait même de cette épuration.

On peut interpréter l'épithélium avant son épuration comme réalisant un intestin nymphal, après son épuration comme intestin imaginal.

Épithélium de l'intestin antérieur et postérieur. — Dans l'intestin antérieur et postérieur, l'épithélium passe de la larve à l'imago et est remanié sur place. Il subit une double mue chitineuse et présente une intima propre à la nymphe.

Organe périœsophagien. — J'ai été amené à signaler sous le nom d'organe périœsophagien une formation particulière qui avait, semble-t-il, échappé jusqu'ici aux auteurs qui se sont occupés des Lépidoptères. Les éléments qui contribuent à former cet organe apparaissent en petit nombre chez la jeune chrysalide au voisinage de l'appareil digestif. Ils se multiplient d'abord par caryocinèse puis par clivage. En s'accroissant, ils finissent par former un anneau qui entoure en partie l'œsophage.

Muscles. — Un petit nombre de muscles disparaissent au cours de la nymphose. Ils s'atrophient d'abord et sont ensuite phagocytés. La majorité des muscles passent à l'imago et, fait important pour la métamorphose, les muscles du vol s'édifient aux dépens de fibres larvaires.

Bien qu'il y ait de grandes différences d'évolution dans les détails, le remaniement des muscles (muscles tégumentaires abdominaux, thoraciques, muscles du vol, etc.) se fait suivant un type général. Il se produit aux dépens de myoblastes qui, dès l'âge embryonnaire, sont plongés dans le sarcoplasme à côté des noyaux larvaires. Chez *Hyponomeuta* (et il en est sans doute de même chez tous les Lépidoptères) ainsi que chez les Coléoptères (POYARKOFF) et les Hyménoptères (CH. PÉREZ), les myoblastes sont des éléments appartenant aux muscles de la larve.

Les Muscides (CH. PÉREZ) forment une catégorie à part, où les myoblastes sont d'origine extérieure aux muscles larvaires.

Conclusions

Nous venons de voir qu'un assez grand nombre d'organes et de tissus passent de la larve à l'imago en subissant un simple remaniement. Ce processus est souvent caractérisé par une *perte transitoire de la structure histologique différenciée*. Je citerai ici quelques exemples :

Les muscles présentent chez la larve et l'imago une striation transversale et une fibrillation longitudinale ; ils sont homogènes chez la nymphe.

Dans les tubes de Malpighi, l'épithélium rejette sa basale, la bordure en brosse s'évanouit, la lumière s'oblitére à un certain moment de la méta-

morphose ; l'épithélium acquiert ensuite son aspect caractéristique.

Dans l'épithélium de l'intestin postérieur, le cytoplasme présente deux zones différentes chez la chenille et chez l'imago, il est homogène chez la nymphe.

Le tissu adipeux est aggloméré chez la larve et chez l'imago, il est dissocié chez la chrysalide.

Ces exemples nous montrent que :

Entre la structure différenciée de la larve et celle de l'imago se trouve intercalé un stade où le tissu ne présente pas de structure différenciée caractéristique.

Les éléments destinés à être remaniés peuvent rejeter une partie de leur substance et subir ainsi une *épuration cellulaire*. Ce phénomène s'observe dans des tissus très divers de *Hyponomeuta* : on le rencontre dans l'hypoderme, dans l'intestin moyen, dans les anneaux imaginaires de l'intestin antérieur et postérieur, dans les cellules adipeuses. Bien que n'ayant pas fait une étude détaillée de la métamorphose du système nerveux, je puis ajouter ici que le même phénomène d'épuration s'observe dans les ganglions nerveux.

CH. PÉREZ (1910-11) a constaté des processus analogues de « dédifférenciation » (Mouche, Guêpe) et d'« épuration partielle » (Mouche).

POYARKOFF (1910) les a observés chez la Galéruque de l'Orme.

Je pense avec CH. PÉREZ que ces processus de dédifférenciation et d'épuration doivent être assez généraux et qu'ils ont probablement lieu dans un grand nombre d'Insectes à métamorphose partielle.

Malgré l'opinion de différents auteurs, je peux affirmer que la *phagocytose intervient chez les Lépidoptères*.

L'existence dans la cavité générale des *sphères de granules* ne laisse aucun doute à ce sujet. Les tissus qui dégénèrent au cours de la métamorphose disparaissent toujours par phagocytose.

Les tissus, au moment où ils sont attaqués par les phagocytes, ont déjà subi certaines modifications décélables par les procédés histologiques ; celles-ci suivant les cas, peuvent être plus ou moins accentuées (voir muscles de la cavité céphalique, différentes formations glandulaires, cenocytes larvaires, etc.). Seul le fait de l'accolement des leucocytes aux cellules grasses apparemment encore en bon état fait ici exception (voir remarque de la p. 76).

Le début de l'histogénèse précède celui de l'histolyse (Cf. PÉREZ, POYARKOFF).

Dans les muscles, ce sont les myoblastes qui prolifèrent d'abord, ce n'est que lorsque la différenciation de la fibre est déjà avancée, que des portions de chromatine et de cytoplasme, non employées dans l'édification du muscle nouveau, tombent en chromatolyse.

Dans les ganglions nerveux, dans l'anneau imaginal, dans l'hypoderme, la prolifération a lieu avant la chromatolyse. Un cas particulièrement démonstratif nous a été fourni par l'hypoderme des ailes.

En résumé, je crois avoir montré que la métamorphose débute par l'histogénèse des organes les plus spéciaux de l'imago ; c'est seulement ensuite que se déclanche l'histolyse des formations les plus spéciales à l'organisme larvaire. Leur atrophie comporte l'intervention de la phagocytose dont l'existence chez les Lépidoptères avait été contestée. La majorité des organes passent directement de la larve à l'imago en subissant un simple remaniement caractérisé par la dédifférenciation cellulaire, l'épuration partielle, etc.

Il apparaît comme de plus en plus vraisemblable que des processus analogues ont une extension très générale dans la métamorphose des Insectes métaboles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- 1898. ANGLAS (J.). Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. de Biologie*, Déc.)
- 1899. — Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménoptères pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. de Biol.*, 25 nov. et 2 déc.)
- 1900. — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. (*Bull. Sc. France et Belgique*, Vol. XXXIV.)
- 1902. — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. (*Archives d'Anat. micr.*, Vol. V.)
- 1904. — Du rôle des trachées dans la métamorphose des Insectes. (*C. R. Soc. Biol.* Vol. LVI.)
- 1904. — Rapports du développement de l'appareil trachéen et des métamorphoses. (*C. R. Acad. de Paris*, Vol. 138, p. 300.)
- 1893. BATAILLON (E.). La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif. (*Bull. Sc. France et Belgique*, Vol. XXV.)
- 1900 a. BERLESE (ANT.). Intorno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. (*Bull. Soc. Entomologica italiana*. Anno 32.)

- 1900 b. — Considerazioni sulla fagocitosi negli Insetti metabolici. *Zool. Anz.* XXIII, p. 441.)
- 1899-1901. — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. (*Rivista Pat. Veget.* Anno 8, 9, 10.)
1901. — Vorgänge welche während d. Nymphosis d. metabolischen Insekten vorkommen. (*Zool. Anz.* XXIV, p. 515.)
1902. — Sulle concrezioni cristalline contenute in dissoluzione e nelle sostanze albuminoidi in via di digestione nelle ninfe degli insetti metabolici. (*Anat. Anzeiger*, Bd. XXI, n° 2, p. 33.)
1909. — Gli Insetti.
1891. BISSON ET VERNON. Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. (*Pubblicazioni della Stazione Zool. di Padova.*)
1893. BIZZOZZERO. Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (*Arch. mikr. Anatomie.* Bd. XLII, S. 82-152.)
1899. BOAS (J. E. V.). Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. (*Zool. Jahrb. Spengel. System.*, Bd. XII.)
1905. BORDAGE (E.). Recherches anatomiques et biologiques sur l'anatomie et la régénération chez divers Arthropodes. (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, T. XXXIX, p. 307.)
1903. BORDAS. Les glandes mandibulaires des larves des Lépidoptères. (*C. R. Acad. de Sc. de Paris*, Mai.)
1912. BRAUN (M.). Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. (*Zeitsch. f. Wiss. Zoologie.*, Bd. CIII, Heft, 1.)
1903. BREED (R. S.). The changes which occur in the muscles of a Beetle, *Thymalus marginicollis* Chev. during metamorphosis. (*Bulletin of Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, vol. XL.)
1885. CARNOY (J.-B.). La cytodierèse chez les Arthropodes. (*La Cellule*, Vol I.)
1888. CASAGRANDE. Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidopteri, passando dallo stato larvale a quello d'insetto perfetto. (*Bull. Soc. entomol. Italiana*, Anno 19, Firenze.)
1875. CHUN (C.). Über den Bau, die Entwicklung und die physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. (*Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* Frankfurt a. M.)
1887. CHOLODKOWSKY. Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères. (*Arch. Biol.*, Vol. 6.)
1856. CORNALIA. Monografia del Bombice del gelso. (*Memorie d. R. Istituto, Lombardo*, VI.)
1891. CUÉNOT. Etude sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. (*Arch. Zool. expérimentale et générale.*)
1904. DEGENER (P.). Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil I., *Cybister roeselii* Curtis. (*Zool. Jahrb. Anat.* Bd. 20, p. 657.)
1908. — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamor-

- phose. Teil II. *Malacosoma castrense* L. (*Zool. Jahrb. Anat.* Bd. 26, p. 45.)
1909. — Beiträge zur Kenntnis der Darmsecretion. I Teil. *Deilephila euphorbiae* L. (*Arch. f. Naturg.* 75 Jahrg., S. 71.)
1909. — Die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin. 56 Seiten.
1911. — Zur Beurteilung der Insektenpuppe. (*Zool. Anz.* Bd. XXXVII S. 495-505.)
1908. DOCTERS VAN LEEUWEN (W.). Beiträge zur Kenntniss der Metamorphosen. Die microscopische Anatomie des Darmkanals und dessen Drüsen von *Isosoma graminicola* Giraud. (*Tydschrift der Ned. Dierk. Vereen.* 2^e serie, XI.)
1877. DOGIEL. Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*. (*Mém. de l'Académie Impériale de St.-Petersbourg*, VII^e série, Vol. XXIV.)
1899. DUBOSC (O.). Recherches sur les Chilopodes. (*Thèse Paris et Arch. Zool. Exp. et Gén.* [3]. Vol. VI.)
1901. ENRIQUEZ (P.). Sulla ninfosi nelle Mosche. (*Anat. Anzeiger*, Bd. XX).
1902. — Sulla ninfosi nelle Mosche. (*Anat. Anzeiger*, Bd. XXI).
1886. FRENZEL (J.). Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI, S. 229-306.)
1876. GANIN. Matériaux pour l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes (en russe). Travaux du 5^e Congrès de la Soc. des Nat. et Médec. russes. Varsovie. Résumé par Hoyer. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, V. 28.)
1890. GILSON. La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. (*Cellule.*)
1894. GONIN (J.). Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. De la formation des appendices imaginaires dans la chenille de *Pieris brassicae*. (*Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, Vol. XXX.)
1891. GRABER (V.). Ueber die embryonale Anlage des Blut und Fettgewebes der Insekten. (*Biol. Centralblatt*, XI.)
1876. HELM (F. E.). Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, 46.)
1900. HENNEGUY (F.). Le corps adipeux des Muscides pendant la métamorphose. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, T. CXXXI.)
1904. — Les Insectes. (Paris, Masson.)
1815. HEROLD. Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge. (Cassel und Marburg.)
1904. HIRSCHLER (J.). Weitere Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen (Regeneration des vorderen Körperendes). (*Anat. Anz.*, Bd. XXV, p. 417.)
1896. HOLMGREEN (E.). Die haarbildenden Hautdrüsen der Raupen. (*Ent. Tidskrift*, p. 81-85.)
1911. HOLLANDE (A.-CH.). Etude histologique comparée du sang des Insectes à hémorrhée et des Insectes sans hémorrhée. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*. 5^e s. T. VI, p. 283-323.)
1914. — Formations endogènes des cristalloïdes albuminoïdes et des urates des cellules adipeuses des chenilles de *Vanessa io* et *Vanessa urticae*. (*Archives de Zool. exp. et gén.*, T. LIII.)
1911. HUFNAGEL (A.). Le corps gras de l'*Hyponomeuta padella* L. pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXX, p. 635.)

- 1912 a. — Métamorphose des muscles chez les Tinéides. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXII, p. 331.)
- 1912 b. — Métamorphose de l'appareil séricigène de l'*Hyponomeuta padella* L. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIII, p. 41.)
- 1912 c. — Métamorphose des tubes de Malpighi de l'*Hyponomeuta padella* L. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIII, p. 100.)
1913. — Sur un organe péricsophagien énigmatique des Tinéides et sur son développement. (*C. R. Acad. d. Sciences de Paris.* T. 156, p. 1636.)
1906. HULST (FA.). The histolysis of the musculature of *Culex pungens* during Metamorphosis. (*Biol. Bull. Woods Holl.*, Vol. XI.)
1874. KALTENBACH. Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten (p. 194.)
1898. KARAWAIEW (W.) Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd. IX.)
1899. — Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. (*Biol. Centralblatt*, Bd. IX.)
1901. KELLOG (V. C.). Phagocytis in the postembryonic development of the *Diptera*. (*Amer. Nat.*, Vol. XXXV.)
1908. KLATT (B.). Die Trichterwarzen der Liparidenraupen. (*Zool. Jahrb. Anat.* 27, p. 135.)
1892. KOROTNEFF (A.). Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. (*Biol. Centralblatt*, Bd. XII.)
1900. KOSCHEVNIKOFF. Ueber den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifera*). (*Zool. Anat.*, Bd. XXIII.)
1887. KOWALEWSKY (A). Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd. XLV.)
- 1875-1878. KÜNCKEL D'HERCULAIS (J.). Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris.
1907. LÜBBEN (H.). Ueber die innere Metamorphose der Trichopteren. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXIV.)
1889. MARCHAL (P.). Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. (*Mém. Soc. Zool. France.*)
1902. — Observations sur la Biologie des Hyponomeutes. (*Bull. Soc. d'études de vulgarisation de la Zoologie agricole de Bordeaux*, I^{er} fasc. p. 13-26.)
1896. MAYER (A. G.). The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. (*Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, Vol. XXIX, N^o 5.)
1906. MERCIER (M. L.). Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et des Insectes. (*Thèse de Nancy et Arch. Zool. Exp. et Gén.*, [4]. vol. V.)
1907. METALNIKOFF (S.). Zur Verwandlung der Insekten. (*Biol. Centralblatt*, Bd. XXVII.)
1908. — Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, Vol. VIII.)

1883. METCHNIKOFF (E.). Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. (*Arbeiten Zool. Inst. Wien*, Bd. 5.)
1897. MÖBUSZ. Ueber den Darmkanal der *Anthrenus* Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. (*Arch. für Naturgesch.*, Bd. X.)
1897. NÖTZEL. Zur Kenntniss der Histolyse. (*Arch. f. path. Anat.*, Bd. CLI.)
1898. PANTEL (J.). Le *Thrixion Halidayanum*. (La cellule, 15.)
1899. PÉREZ (CH.). Sur la métamorphose des Insectes. (*Bull. Soc. Ent. de France*.)
1902. — Contribution à l'étude des métamorphoses. (*Thèse de Paris et Bull. Sc. de la France et de la Belgique*. T. XXXVII.)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.) (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, SV, T. IV.)
1910. — Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. (*Bull. Sc. France et Belg.* S. VII, T. XVIV, p. 221.)
1911. — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). (*Mémoires publiés par la classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*, 2^e série, T. III.)
1904. PLOTNIKOFF (W.). Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. 6.)
1911. POSPIELOW. Die postembryonale Entwicklung und die imaginale Diapause bei den Lepidopteren. (*Zapiski Kiewskawo Obszczestwa*.)
1910. POYARKOFF (E.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère. (La Galéruque de l'orme.) (*Arch. d'Anatomie micr.* Vol. XII.)
1904. PRENANT (A.), P. BOUIN et L. MAILLARD. Traité d'histologie. I. Paris Schleicher.
1888. REES (J. van). Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. 3, p. 1.)
1896. RENGEL (C.). Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. (*Zeitschr. für. w. Zool.*, Bd. LXII.)
1898. — Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd. LXIII.)
1904. RÖSSIG (H.). Von welchen Organen der Gallenwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus ? (*Zool. Jahrb. Syst.*, Bd. XX.)
1908. RUSS (E. A. L.). Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia loevis* Zett). (*Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXV, p. 676.)
1908. SAMSON (KATHARINA). Ueber das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* Hufn. (*Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXVI, p. 403.)
1878. SCHINDLER. Beiträge zur Kenntniss der Malpighischen Gefässe der Insekten (*Zeitschr. f. w. Zool.*, 30.)
- 1912-1913. SCHRÖDER (CHR.). (Heransgegeben von) Handbuch der Entomogie. Berlin-Schöneberg.)
1889. SCHAFFER (C.). Beiträge zur Histologie der Insekten. (*Zool. Jahrb. Spengel, Anat.*, Bd. 3.)

1912. SCHULZE (P.). Ueber Versondrüsen bei Lepidopteren (*Zool. Anz.* Bd. XXXIX.)
1857. SEMPER (C.). Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie.*, Bd. VIII.)
1895. SPULER (A.). Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues und Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. (*Zool. Jahrb. Abt. für Anat. u. Ontog.*, Bd., VIII, Heft. 4.)
1911. STENDELL. Ueber Drüsenzellen bei Lepidopteren. (*Zool. Anz.* Bd. 38, p. 582-585.)
1910. TANNREUTHER. Origin and Development of the Wings of Lepidoptera. (*Archiv für Entwicklungsmechanik*, Vol. 29.)
1899. TERRE (L.). Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille. (*C. R. Soc. Biol.*)
1902. VANEY (C.). Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. (*Ann. Université de Lyon*, [2], 1. Sc., fasc. 9.)
1890. VERNON (E.). Hautdrüsensystem bei Bombyciden. (*Zool. Anz.*, 30. S. 118.)
- 1910-1911. — Beitrag zur näheren Kenntniss der Häutung und der Häutungsdrüsen bei *Bombyx mori*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 97, S. 457.)
1905. — Zur Entwicklung des Darmkanals bei *Bombyx mori*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXXXII. S. 523-600.)
1911. — Postlarvale Neubildung von drüsigen Zellen beim Seidenspinner. (*Zool. Anz.*, S. 393.)
1864. WEISMANN (A.). Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. (*Zeit. f. w. Zool.* T. XIV.)
1886. WIELOWIEJSKI (H. R. V.): — Ueber das Blutgewebe der Insekten. (*Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd. 43.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Tableau de corrélation chronologique des principaux faits de la métamorphose chez *H. pomonella*.

PLANCHE III

- FIG. 1. Montrant l'ensemble d'une nappe adipeuse et du foyer d'origine des éléments gras et sanguins. *C. a.*, cellule adipeuse; *l.*, leucocyte jeune; *prol.*, proleucocyte; *l. gr.*, leucocyte à inclusion grasse; ** caryocinèses des leucocytes. Larve d'âge moyen. × 1000.
- FIG. 2. Foyer d'origine d'éléments gras et sanguins soudé à la nappe adipeuse. Cet ensemble se trouve sur la coupe réuni à celui qui est représenté sur la figure 1 *C. a.*, cellules adipeuses différenciées; *C. g. e.*, cellules grasses restées à l'état embryonnaire. * caryocinèse d'une cellule grasse embryonnaire. × 1000.
- FIG. 3. Coupe longitudinale mi-rasante du conduit évacuateur de l'appareil séricigène. Les noyaux sont en train de bourgeonner. *f. s.*, tractus de sécrétion soyeuse qui persiste durant toute la nymphose et permet de reconnaître l'organe malgré son aspect différent. Nymphé de deux jours. × 1000.
- FIG. 4. Coupe longitudinale du conduit évacuateur. L'épithélium s'est contracté en abandonnant la basale. Des leucocytes (*l.*) viennent s'accoler contre celle-ci. *ba.*, basale; *f. s.*, filament soyeux. Nymphé de deux jours. × 1000.
- FIG. 5. Coupe transversale du canal évacuateur de l'appareil séricigène. *in.*, intima; *f. s.*, filament de soie; *ba.*, basale. Jeune larve. × 1130.

- FIG. 6. Coupe transversale de l'ancien canal évacuateur de l'appareil séricigène chez une nymphe de sept jours. Le cytoplasme envoie vers la lumière des prolongements éosinophiles. *f. s.*, filament de soie. $\times 1150$.
- FIG. 7. Cellule de la glande imaginale formée aux dépens du conduit évacuateur de l'appareil séricigène de la larve. Jeune imago. $\times 1150$.
- FIG. 8. Amas cellulaire qui donnera l'organe périœsophagien. Les noyaux ont pris des aspects lobés, ils se multiplient par clivage. Nymphe âgée de sept jours. $\times 1150$.
- FIG. 9. Coupe transversale de l'organe périœsophagien. *a*, formant un anneau autour de l'œsophage; *œ*, Nymphe âgée. $\times 700$.

PLANCHE IV

- FIG. 10. Coupe transversale d'un tube de Malpighi en voie de remaniement. La lumière est remplie d'une substance pâle, dans laquelle on peut déceler la même structure que dans le cytoplasme même. L'épithélium s'est débarrassé de sa basale *ba*. Des leucocytes *l*, affluent vers la basale. Nymphe d'un jour. $\times 1150$.
- FIG. 11. Coupe transversale d'un tube de Malpighi chez une jeune imago. Le cytoplasme éosinophile contient des vacuoles dans lesquelles se trouvent des inclusions basophiles. *ba*, basale; *b. br.*, bordure en brosse; *ex.*, produits d'excrétion. $\times 1150$.
- FIG. 12. Coupe transversale d'un tube de Malpighi destiné à disparaître pendant la nymphose. *Cyt.*, cytoplasme; *b. br.*, bordure en brosse; *bas.*, basale. Larve d'âge moyen. $\times 1150$.
- FIG. 13. Coupe transversale d'un tube de Malpighi en train de dégénérer. Des phagocytes se sont infiltrés dans la cellule, leur cytoplasme s'est confondu avec celui de la cellule malpighienne. *n. ph.*, noyaux phagocytaires; *ba*, basale. Nymphe de quatre jours. $\times 1150$.
- FIG. 14. Œnoocyte larvaire en voie de sécréter. *n. b.*, petit noyau issu du bourgeonnement du noyau de l'œnoocyte. $\times 700$.
- FIG. 15. Œnoocyte imaginal dont le noyau est en train de se cliver. Les produits de sécrétion sont amassés autour du noyau. $\times 700$.
- FIG. 16. Œnoocyte imaginal chez une nymphe d'un jour. $\times 1150$.
- FIG. 17. Œnoocyte *œn* imaginal entourant une cellule grasse *c. a*. Nymphe de douze jours. $\times 1150$.
- FIG. 18. Coupe longitudinale des muscles dorsaux ventraux extrinsèques des pattes au voisinage de leur ancienne insertion sur l'hypoderme. *h.*, hypoderme; *cl.*, cellules tendineuses; *z. r.*, zone de remaniement; *m.*, myoblastes; *n. i.*, noyaux imaginaires; *N. l.*, noyaux larvaires; *s.*, sarcolytes; *sg.*, sphère de granules; *, caryocinèse d'un myoblaste. Nymphe de trois jours. $\times 1000$.
- FIG. 19. Coupe transversale des muscles longitudinaux vibrateurs. *f. m.*, fibre musculaire; *s.*, sarcolyte; *l.*, leucocyte. Nymphe de sept jours. $\times 1000$.
- FIG. 20. Coupe longitudinale d'un muscle tegumentaire abdominal. *N. l.*, noyau larvaire; *N. i.*, noyau imaginal; * caryocinèse d'un élément imaginal. Larve immobilisée au début de sa métamorphose. $\times 1050$.

PLANCHE V

- FIG. 21. Histolyse avancée du muscle adducteur de la mandibule. *d.*, amas de chromatine digitée; *l.*, leucocyte à jeun; *Ph. e.*, *ph. f.*, *ph. b.*, différents stades d'englobement des produits de dégénérescence par les phagocytes. Explication dans le texte. Nymphe de deux jours. $\times 1050$.
- FIG. 22. Début d'histolyse du muscle adducteur de la mandibule. Coupe longitudinale. *l.*, leucocyte à jeun; *sg.*, sphère de granules. Explication dans le texte. Nymphe d'un jour. $\times 1000$.
- FIG. 23. Coupe longitudinale d'un muscle abdominal tegumentaire de la couche superficielle. *n. i.*, noyau imaginal; *N. l.*, noyau larvaire; *m.*, myoblaste; ** caryocinèse d'un myoblaste. $\times 1150$.
- FIG. 24, 25, 26. Fibres appartenant aux muscles thoraciques à évolution tardive dans lesquelles l'individualisation des myoblastes ne joue qu'un faible rôle.
- Les figures 24 et 25 montrent côte à côte des noyaux normaux et d'autres en chromatolyse. Sur la figure 26 les petits noyaux issus du bourgeonnement d'un gros noyau larvaire sont encore réunis entre eux. Sur la figure 25, on voit également un petit paquet de petits noyaux non encore disloqués. Dans la partie inférieure de la figure 25 (*b*), les petits noyaux sont distincts les uns des autres. Nymphe de trois jours. $\times 1200$.
- FIG. 27. Coupe longitudinale d'un muscle thoracique à évolution tardive. *N. l.*, noyau larvaire; *n. i.*, noyau imaginal; *ph. p.*, *ph. f.*, *sg.*, phagocytes; *p.*, phagocyte en train d'englober un amas cytoplasmique; *ph. f.*, phagocyte qui s'est replié sur lui-même en enfermant son inclusion. Nymphe de quarante-huit heures. $\times 1050$.
- FIG. 28. Coupe longitudinale d'un muscle thoracique à évolution tardive montrant un noyau larvaire, des noyaux imaginaires et deux divisions caryocinétiques des myoblastes. $\times 1200$.
- FIG. 29. Coupe longitudinale d'un futur muscle vibreur longitudinal (muscle thoracique à évolution précoce). *N. l.*, noyau larvaire; *n. i.*, noyau imaginal; *m.*, myoblaste; * caryocinèse d'un myoblaste. Larve en train d'expulser son intestin moyen. $\times 1200$.

- FIG. 30. Coupe longitudinale d'un futur muscle vibrateur longitudinal (stade un peu plus avancé que sur la figure 29), *N. l.*, noyau larvaire en partie clivé; *m.*, myoblaste; * division caryocinétique d'un myoblaste. Larve immobilisée. $\times 1130$.
- FIG. 31. Coupe transversale d'un muscle en évolution précoce, *n. i.*, noyau imaginal; *m.*, myoblaste. Même stade que figure 29. $\times 1200$.
- FIG. 32. Portion d'une coupe longitudinale d'un muscle dorso-ventral, *N. i.*, noyau imaginal; *m.*, myoblaste; *s.*, sarcofite; * division caryocinétique d'un myoblaste. Nymphe de trois jours. $\times 1050$.
-

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Les Zoocécidies.

Géologie. — Organisation et développement des Trilobites, applications à la classification.

Vu et approuvé.

Paris, le 31 Mars 1914.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

PAUL APPELL

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

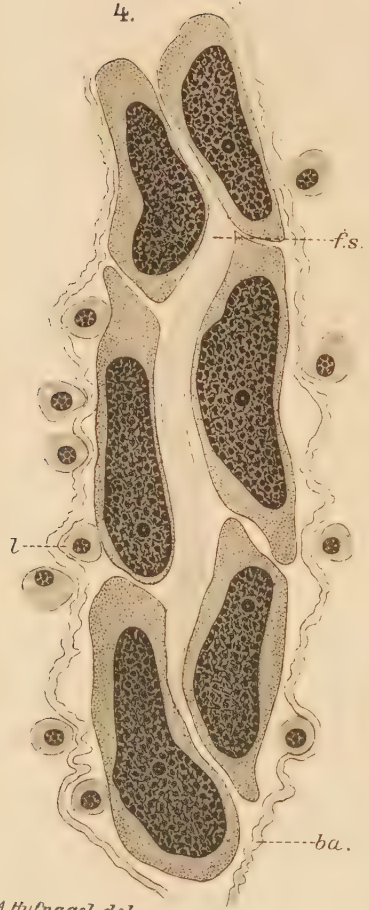
L. LIARD

STIF	ORGANE PÉRIESOPHAGIEN	MUSCLES DISPARAISSENT AU COURS DE LA NYMPHOSE	MUSCLES REMANIÉS
éléments dans il antérieur. est in moyen		Disparition de la striation trans- versale dans les muscles ad- ducteurs de la mandibule.	Individualisation des myoblastes dans les futurs muscles du vol. Prolifération active des myo- blastés. Disparition progres- sive de la structure caracté- ristique du muscle, clivage en minces fibrilles.
de l'intes- anneau ima- romatolyses intestin pos- oblastes.	Apparition des éléments du futur organe de part et d'autre de l'œsophage.	Atrophie progressive. Afflux des leucocytes.	Individualisation des myoblastes dans les muscles tégumentaires abdominaux et thoraciques de la couche profonde (muscles à évolution tardive).
dans l'intes- yocinétiques x, l'anneau ar l'intestin Expulsion otiques dans inaux. olyses nu- ong de l'in- t postérieur. gressive des	Prolifération caryocinétique des éléments.	Perte de la fibrillation longitu- dinale. Dégénérescence avan- cée. Phagocytose.	Prolifération intense des myo- blastés dans les futurs muscles du vol. Fusion des myoblastes avec les fibrilles. Remaniement des insertions musculaires. Disparition de la striation trans- versale dans les muscles abdo- minaux et thoraciques à évo- lution tardive. Dislocation du muscle en fibrilles. Proliféra- tion des myoblastes.
pycnotiques de l'intestin tion des cel- ment.		Continuation de l'englobement des débris musculaires.	La prolifération des myoblastes et leur fusion avec les fibrilles continuent. Divisions directes des noyaux imaginaires à l'in- térieur des fibres. Clivage et bourgeonnement des noyaux larvaires. Disparition de quel- ques-uns d'entre eux.
anneau imagi- différenciation et de la val-	Les noyaux prennent des aspects digités.	Disparition définitive des mus- cles.	
			Arrêt de prolifération indirecte des myoblastes.
est in moyen sécréter.			La fusion des myoblastes avec les fibrilles est terminée.
ube digestif.	Les deux ébauches de l'organe se réunissent pour former un anneau autour de l'œsophage.		Réapparition de la différen- tiation.
			Etat définitif des muscles.

1.

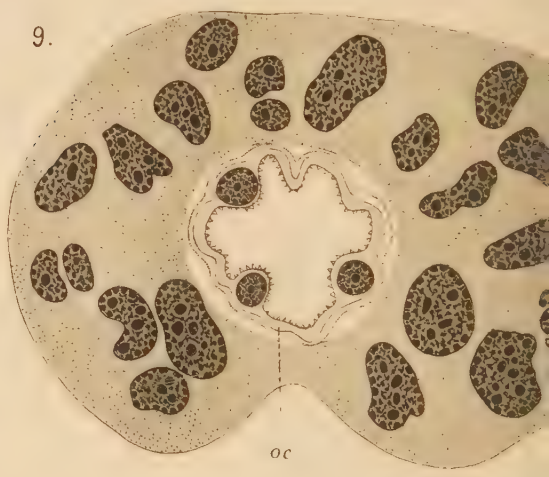


4.



A. thurnagel del

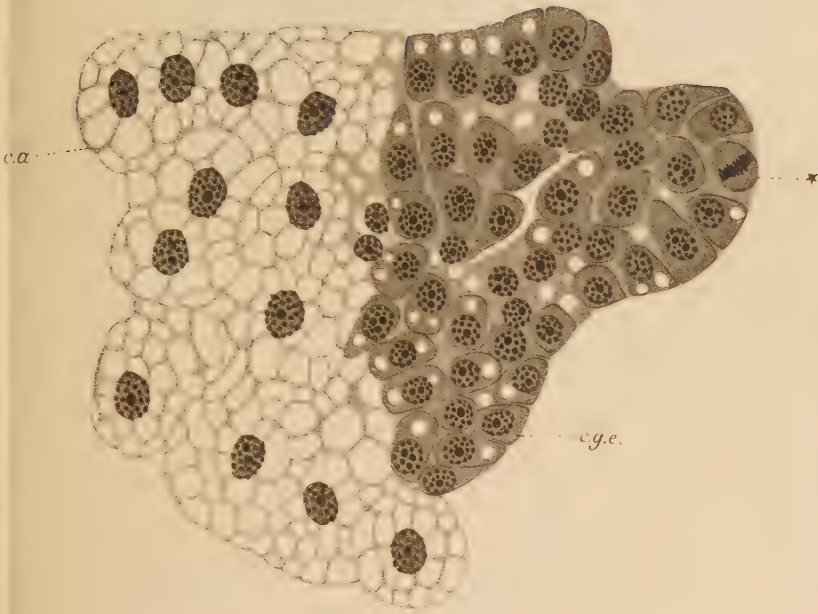
9.



8.



2.



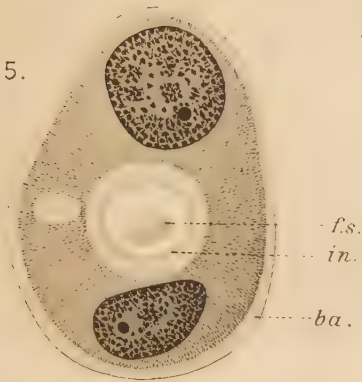
3.



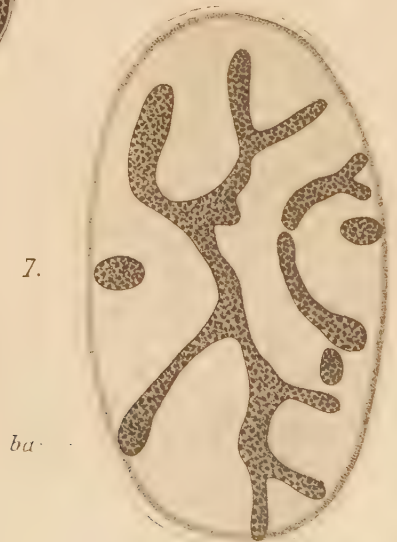
6.

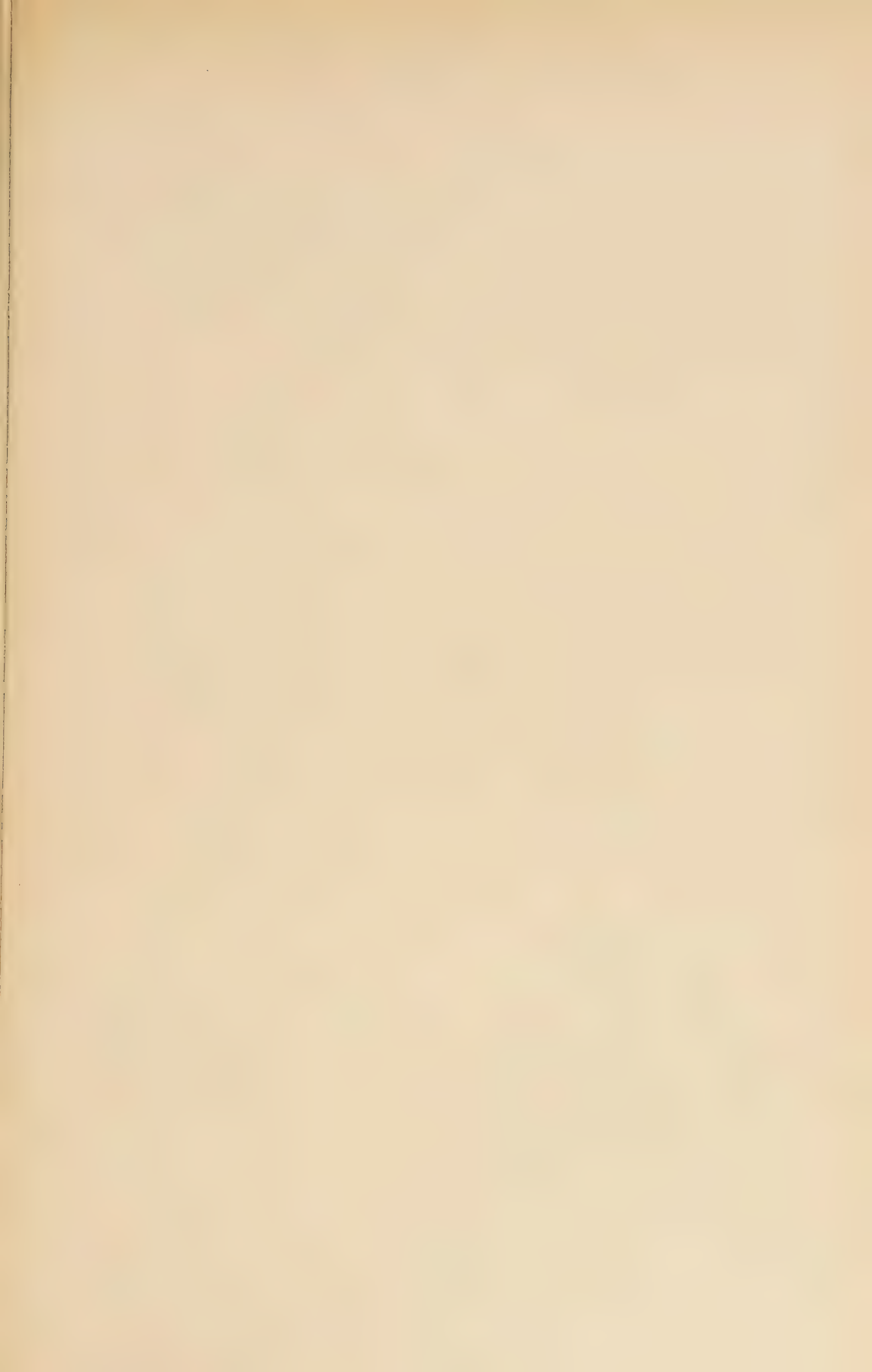


5.



7.





10.



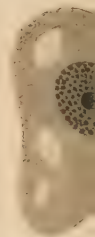
14.



15.

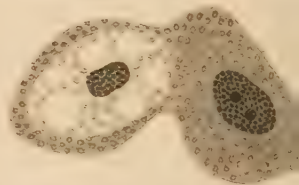


16.



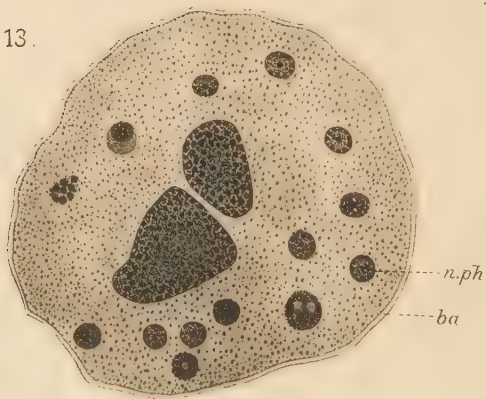
ba

17.

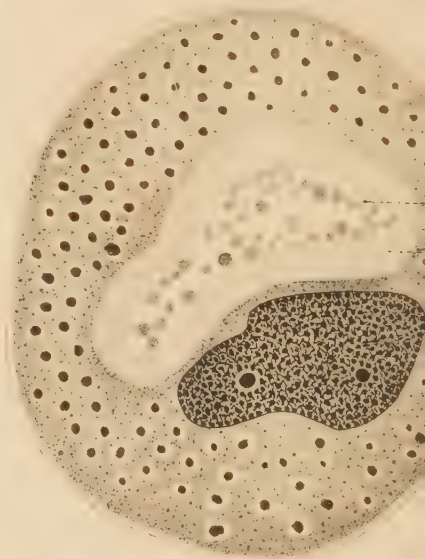


ca

13.



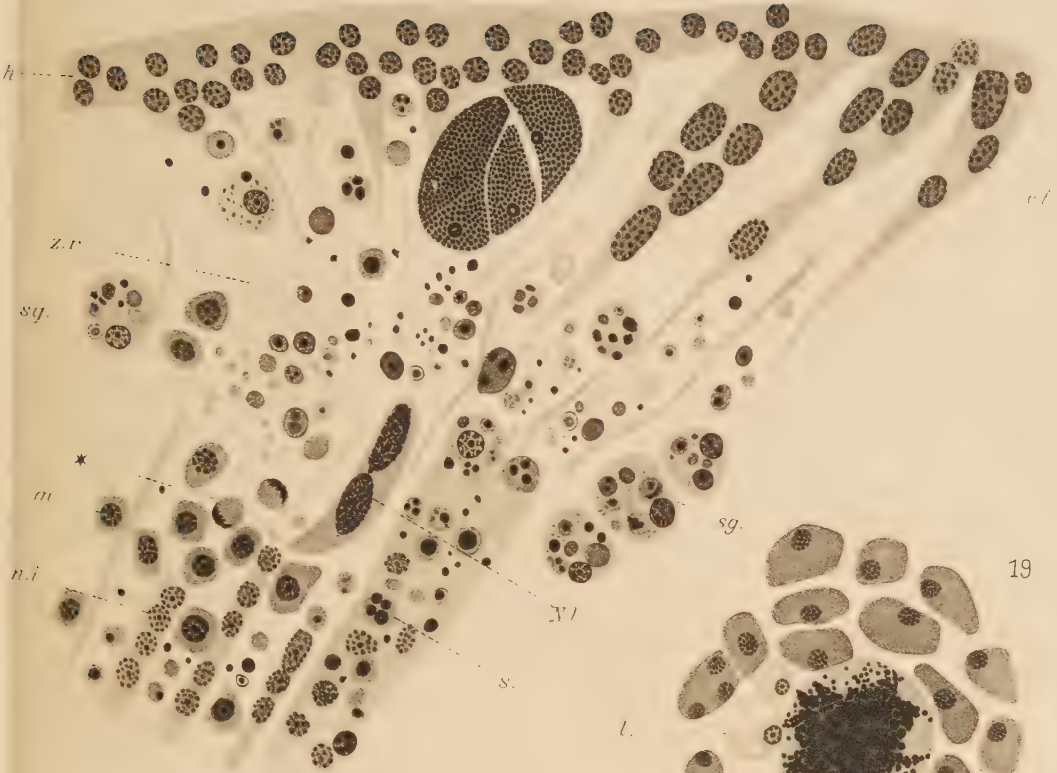
11.



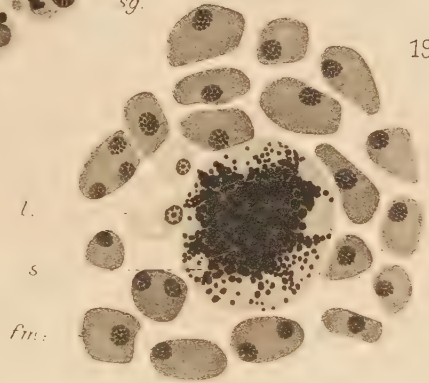
A. Hutnagel del.

MÉTAMORPHOSE D

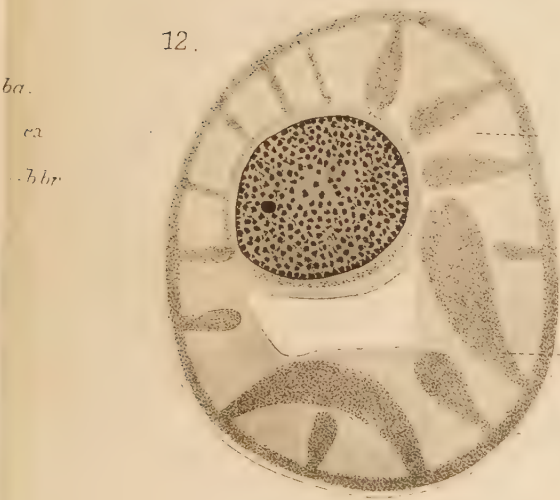
18.



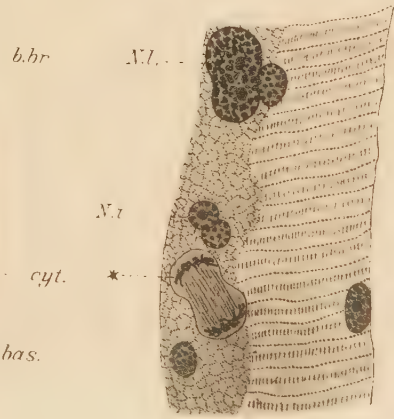
19

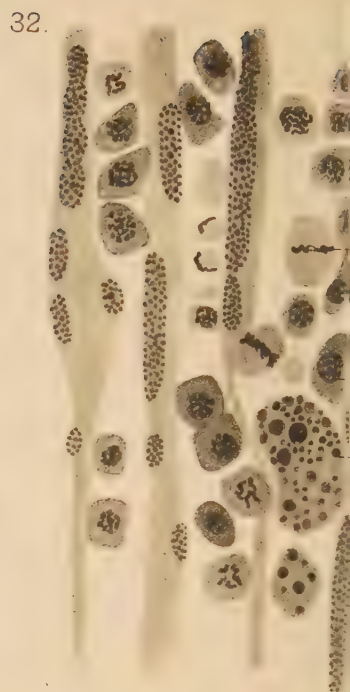
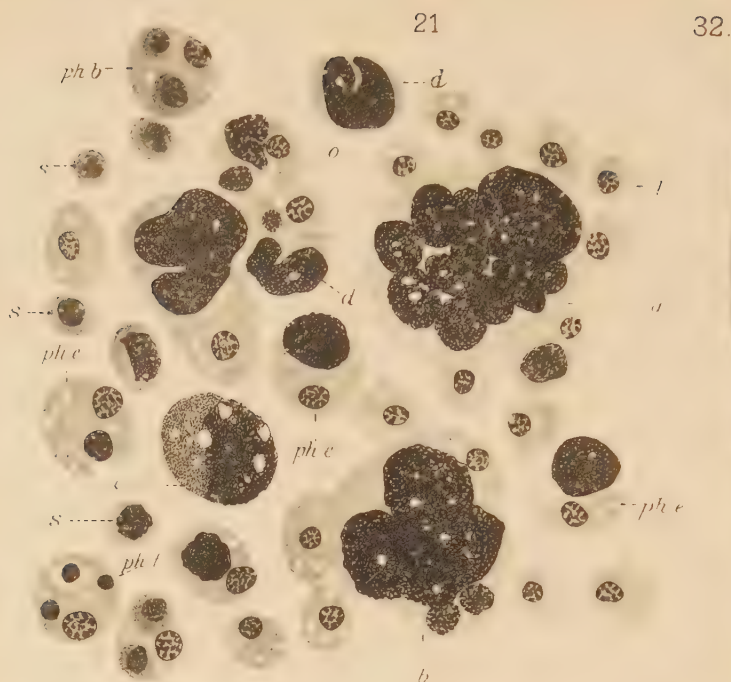


12.

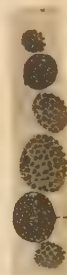


20.



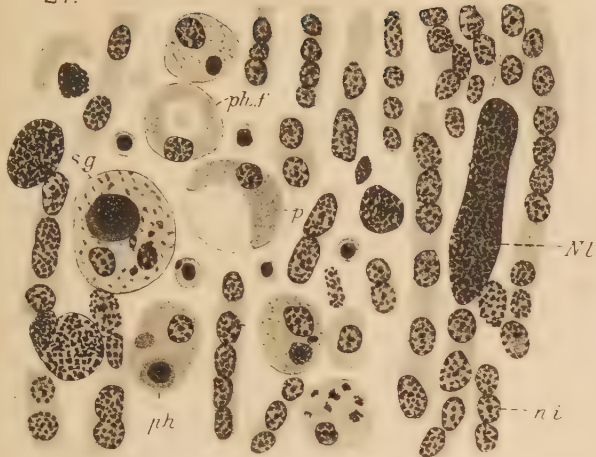


24.



Stragel del

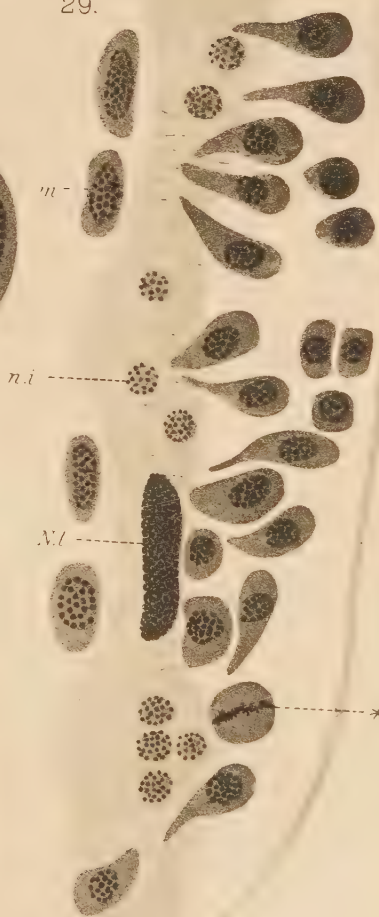
27.



28.



29.



25.



26.



30.



Fontenay-aux-Roses. — Imprimerie L. Bellenand. — 23.874.
